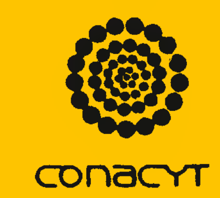
ISSN 0187-7151



ACTA BOTANICA MEXICANA

núm. 14 Junio 1991

Instituto de Ecología A.C.



Acta Botánica Mexicana (1991), 14:1-2

EFRAIM HERNANDEZ XOLOCOTZI
(1913-1991)

Breve Semblanza

Nacido en San Bernabé Amaxac de Guerrero, Tlaxcala, el "Ingeniero Hemández X." o "Xolo", tal vez por toda su vida estuvo intensamente consciente de los siguientes conceptos: tierra, pueblo, enseñanza, México. **Tierra**, en el sentido de su aprovechamiento racional; **pueblo**, en el sentido de la gente del campo; **enseñanza**, en el de compartir con los demás (en aulas o fuera de ellas), sus valiosos conocimientos, ideas y experiencias; **México**, en el sentido de su mexicanidad.

Desde temprana edad tuvo que vivir por largos años en varios lugares de Estados Unidos. Realizó ahí con brillantez sus estudios básicos hasta su graduación en la Escuela de Agricultura de la Universidad de Cornell.

A pesar de permanecer por tanto tiempo fuera del país, a fines de la década de los treintas se empeña en volver a la Patria y busca su reintegración, quizá comenzando por problemas con el idioma y seguramente batallando para encontrar un trabajo acorde con su formación e ideales. En espera de la oportunidad de ingresar a la Escuela Nacional de Agricultura, no pierde tiempo y viaja por varios lugares de la República adentrándose en la problemática del agro y del aprovechamiento de los recursos naturales de los años cuarentas, a la vez que se va dando a conocer en los medios científicos, los de enseñanza superior y de la investigación, tanto en México como en el extranjero. En esta época obtiene la Maestría en Artes con especialidad en Biología, en la Universidad de Harvard y manifiesta ya su inquietud por la etnobotánica.

Por fin, en febrero de 1953 fue nombrado catedrático de la Escuela Nacional de Agricultura, en Chapingo, sitio en que permaneció hasta su muerte, convirtiéndose en uno de los principales pilares del Colegio de Postgraduados.

Persona tan inquieta y polifacética no podía tener límites, de tal manera que incursionó en múltiples aspectos de la agronomía y de la botánica. Sus publicaciones han sido cuantiosas. Su participación en diferentes tipos de reuniones sumamente vasta. Perteneció a numerosas asociaciones y agrupaciones. En nuestra Sociedad Botánica fue miembro sobresaliente, habiendo recibido por parte de ella merecidos reconocimientos además del cariño y respeto de sus componentes. Asiduo asistente a los congresos y reuniones u otras "aglomeraciones", era invitado a la mesa de honor como elemento indispensable. Sus opiniones y críticas suscitaban polémica e invitaban a una reflexión profunda. Cuando comenzaba a hablar, causaba gran expectación -y algunos de "los conocidos" trataban de encogerse en sus asientos, preguntándose ¿me irá tocar hoy a mí?-. Combativo, de mente agilísima, y con una gran facilidad de palabra, que era usada en un castellano claro y preciso, no exento de expresiones muy mexicanas, de picardía y buen humor, solía ejemplificar detalles con personas o fibras sensibles, causando con ello con frecuencia la risa, otras veces el silencio absoluto y la meditación. También era capaz de ofrecerse en defensa serena y firme cuando consideraba que se agredía a alguien en forma injusta, directa o indirectamente.

Maestro nato, ha tenido multitud de alumnos, muchos de ellos destacados profesionistas hoy en día.

Chapingo le ha otorgado en vida distinciones sobresalientes como han sido el "doctorado honoris causa", la creación de una beca que lleva su nombre y la edición especial intitulada "Xolocotzia", que incluye 52 trabajos escogidos entre sus publicaciones.

Hernández Xolocotzi ha dejado una profunda huella en la agronomía y botánica mexicanas y un hueco difícilmente substituible en todos los medios que apoyaba y alentaba.

El Comité Editorial de Acta Botánica Mexicana dedica este número de la revista como sencillo reconocimiento de admiración y cariño, así como a título de homenaje a la memoria del recientemente desaparecido Maestro.

Acta Botánica Mexicana (1991), 14:3-21

DIVERSIDAD Y ORIGENES DE LA FLORA FANEROGAMICA DE MEXICO[1,2]

JERZY RZEDOWSKI

Instituto de Ecología
Centro Regional del Bajío
Apartado Postal 386
61600 Pátzcuaro, Mich., México

RESUMEN

El monto de la flora fanerogámica de México se calcula en forma aproximada en ± 220 familias, ± 2410 géneros y ± 22000 especies. La mayor concentración de la diversidad se encuentra a lo largo de un área que se inicia en Chiapas, incluye Oaxaca, prolongándose por un lado hacia el centro de Veracruz y por el otro a Sinaloa y Durango. El bosque mesófilo de montaña y el bosque tropical perennifolio son los más diversos por unidad de superficie; sin embargo, en números absolutos de especies quedan superados por otros tipos de vegetación.

La proporción de taxa endémicos a los límites del país se aproxima a ±10% en el caso de los géneros y a ± 52% en cuanto a las especies; estos valores aumentan a ± 17% y a ± 72% respectivamente si se toma como marco de referencia un área ecologicamente más natural, pero que incrementa en ±1/3 la superficie de México. El endemismo se manifiesta más conspicuamente en la flora de matorrales xerófilos y de pástizales, aunque a nivel de especie también es intenso en otros tipos de vegetación, salvo el bosque tropical perennifolio.

Las cifras anteriores son indicadoras de que el territorio del país ha sido sitio de origen y de desarrollo de un gran número de linajes vegetales y en particular:

a) en las zonas áridas y semiáridas del norte de México las plantas han sufrido una evolución profunda, dando origen a una flora moderadamente rica de sello propio y de formas biológicas especializadas, en no pocos casos únicas;
b) la flora de las regiones semihúmedas se desarrolló en gran proporción a base de elementos que existen también en otras partes del mundo; un considerable número de tales elementos ha experimentado localmente una extensa radiación secundaria, produciendo una flora cuantiosa y diversificada;
c) la flora de las regiones húmedas, sobre todo de las cálido-húmedas del este y sureste del país también es muy variada, pero hasta ahora no hay muchos indicios de que México pudiera haber sido un centro importante de su evolución.

El análisis de las afinidades geográficas de la flora fanerogámica de México indica que su vinculación con el sur es unas cuatro veces más importante que con el norte. Tal hecho, sin embargo,

[1] Trabajo realizado con apoyo económico del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología y del Centro de Investigación y Desarrollo del Estado de Michoacán.

[2] Texto ligeramente modificado de la ponencia presentada en el marco del Simposio sobre Diversidad Biológica de México, celebrado en octubre de 1988 en Oaxtepec, Mor. Una versión inglesa de este trabajo forma parte del libro intitulado "Biological diversity of Mexico: origins and distribution", que se encuentra en proceso de publicación por Oxford University Press.

no debe interpretarse en el sentido de que una mayoría tan grande de plantas mexicanas sea de derivación meridional directa, pues una buena parte de los elementos comunes con Centro y Sudamérica deben haberse originado en México o en otras partes del mundo, como las Antillas, Africa, Eurasia o Norteamérica.

El registro fósil hasta ahora conocido indica que las características fundamentales de la actual flora fanerogámica de México estaban ya bien establecidas desde el Terciario Medio y muchas de ellas posiblemente desde tiempos anteriores.

ABSTRACT

The phanerogamic flora of Mexico is estimated at roughly 220 families, 2410 genera and 22000 species. The highest incidence of diversity is found along a belt which originates in Chiapas, traverses Oaxaca, continues to central Veracruz on one side and to Sinaloa and Durango on the other. Cloud and tropical evergreen forests are the most diverse per unit area; however, in absolute numbers of species, other vegetation types surpass them.

Approximately 10% of the genera and 52% of the species are endemic to Mexico. These figures rise to 17% and 72% respectively if an ecologically more natural area is considered as the point of reference, although this would extend the area of Mexico by about one-third. Endemism is most pronounced in the xerophilous scrubs and in the grasslands, and at the species level it is also high in other types of vegetation, with the exception of the evergreen tropical forests.

The above figures indicate that the country has been the site of origin and evolution of a great number of plant lineages:

a) in the arid and semi-arid zones of northern Mexico plants have experienced intense evolution, giving way to a moderately rich and distinctive flora with specialized growth forms which are often unique;
b) the flora in the semi-humid regions developed largely from elements which exist in other parts of the world; a considerable number of these elements has led locally to extensive secondary radiation resulting in an abundant and diverse flora;
c) the flora of the humid areas, especially of the warm-humid areas in the east and southeast of the country is also quite varied; yet to date, there is not much evidence that Mexico could have been an important center in its evolution.

An analysis of the geographical affinities of the phanerogamic flora of Mexico indicates that its links with the south are about four times more important that those with the north. This fact should not, however, be interpreted as meaning that such a large majority of Mexican plants derived directly from the south, since a good number of elements common to Central and South America must have originated in Mexico or in other parts of the world, such as the Antilles, Africa, Eurasia and North America.

Available fossil records show that the basic features of Mexican present phanerogamic flora were already well established by the mid-Tertiary or earlier.

INTRODUCCION

México ostenta el privilegio de poseer en su territorio un universo vegetal de excepcional diversificación, variedad y significación. Tal afortunada circunstancia se manifiesta en múltiples formas y niveles y sus facetas más importantes son las siguientes:

a) COMUNIDADES VEGETALES. Se presentan dentro de sus límites practicamente todos los grandes tipos de vegetación que se conocen en nuestro planeta. Además de

México, sólo la India y Perú reunen en el territorio de un país una diversidad algo semejante de la cubierta vegetal.

b) FORMAS BIOLOGICAS. La gran variedad y el notable esplendor de formas de vida o formas biológicas que exhibe la flora de México, en particular la de sus zonas áridas, sólo tiene paralelo en Sudáfrica.

c) ESPECIES DE PLANTAS. Aunque la cuantía del acervo florístico de muchas partes de la Tierra no se conoce aún con precisión, se ha reconocido que México con sus probables 30,000 especies de plantas está entre los primeros lugares en el mundo en cuanto a riqueza se refiere.

d) COMBINACION DE ELEMENTOS BOREALES Y MERIDIONALES. Una de las peculiaridades más significativas de la flora de este país es la de incluir un gran número de componentes, procedentes tanto del Hemisferio Sur como del Hemisferio Norte y sobre todo el hecho de que los unos y los otros juegan un papel importante en la vegetación.

e) ENDEMISMO. Sin ser una isla, México contiene una elevada proporción de taxa de distribución restringida; tal porcentaje queda aún considerablemente aumentado si se toma como base una superficie algo extendida más allá de las fronteras políticas.

f) PLANTAS CULTIVADAS, SEMICULTIVADAS Y MALEZAS. México, junto con la parte boreal de Centroamérica, ha sido un centro de suma importancia en la domesticación de cultivares y todavía hoy conserva una cuantiosa diversidad de germoplasma seleccionado y mejorado. A la par con el desarrollo de la agricultura y de la civilización, ha evolucionado en el país un considerable contingente de malezas nativas arvenses y ruderales.

Como corolario de lo anterior, no deja de ser preciso tomar conciencia y tener siempre presente que cuan pródigas han sido las circunstancias de dotar a esta parte del planeta con una profusión inusual de recursos vegetales, tanto más profundo e insoslayable resulta el compromiso de nosotros, los habitantes de México, de asegurar su perdurabilidad mediante un apropiado equilibrio de aprovechamiento y conservación.

El presente análisis se orienta casi en su totalidad a las fanerógamas, ya que el grado de conocimiento sobre algunos grupos de criptógamas no hace posible un enfoque de este tipo que involucre toda la flora.

También es pertinente enfatizar el hecho de que mucho de lo que expongo a continuación no será novedoso, pues ya se ha dicho o insinuado en otras ocasiones (principalmente en Rzedowski, 1965 y 1978). Esta vez procuraré solamente dar encauzamientos y detalles diferentes e ir más a fondo en algunos aspectos de mayor significación.

RIQUEZA FLORISTICA

Desde hace tiempo se sabe que México, junto con Centroamérica, constituyen una de las regiones en que más se concentra la diversidad de los organismos vegetales. Los intentos de cuantificarla con precisión, sin embargo, se topan no solamente con la falta de un inventario depurado de todas las especies conocidas, sino también con el hecho de la existencia de un significativo número de plantas que no han sido descritas y a menudo ni siquiera descubiertas todavía en el territorio del país.

En términos de aproximaciones, principalmente con base en lo incluido en la obra de Standley (1920-1926), hace 10 años evalué que el número de especies de plantas vasculares en México debe ser próximo o algo superior a 20000. Hoy los conocimientos han avanzado lo suficiente para permitir hacer estimaciones un poco más finas, como la que se ensaya a continuación.

Así, en primer lugar, puede determinarse mediante recuento directo y aplicando una clasificación conservadora (la de Engler y Prantl con leves modificaciones), que el número de familias encontradas en la flora fanerogámica conocida de México es del orden de 220. Sin alejarse mucho tampoco de los criterios tradicionales aceptados los géneros pueden cuantificarse a nivel de ± 2410.

Con el fin de realizar el cálculo del número de especies resultó interesante encontrar que en las regiones del continente americano en que la familia Compositae juega un papel prominente y sobre todo en las latitudes próximas a México, la relación que guardan entre sí el número de especies y el número de géneros (cociente e/g) de la mencionada familia (siempre y cuando se empleen conceptos genéricos moderadamente conservadores) se asemeja con bastante fidelidad a la misma proporción e/g de la flora fanerogámica entera.

Esta significativa propiedad se ilustra en el cuadro 1, en el cual puede observarse que en la gran mayoría de las floras o listados florísticos razonablemente completos, abarcando el territorio desde California hasta Texas y al sur hasta Guatemala, el cociente e/g de Compositae es bastante cercano o igual al cociente e/g del conjunto de las fanerógamas. Las tres regiones en que no hay buena coincidencia (Península de Yucatán, Tabasco y la Estación Biológica de Chamela), corresponden a áreas en que la proporción de las especies de compuestas en la flora se encuentra por debajo de 6%.

De tales datos cabe extrapolar que a nivel de todo el país el cociente e/g de la flora fanerogámica será también con aceptable grado de probabilidad muy similar al cociente e/g correspondiente a la familia Compositae, mismo que tiene el valor aproximado de 7.8, resultante de la división de ± 2400 especies entre ± 310 géneros, cantidades que corresponden a lo actualmente conocido y también con la salvedad de usar una clasificación conservadora.

Ahora bien, si se multiplica el cociente 7.8 por 2410 géneros, se obtiene la cantidad de ± 18800 que, de acuerdo con el razonamiento que antecede, debe ser bastante cercana al número de especies silvestres de fanerógamas actualmente conocidas de la flora mexicana.

Para llegar a partir de esta cifra al número real de todas las especies nativas existentes en el país el camino resulta más difícil y tentativo. Tocante a las plantas adventicias naturalizadas, en algunas floras regionales su proporción equivale o supera 10%, pero a nivel nacional el porcentaje no es tan grande e indudablemente está más cerca de la mitad o quizás algo por debajo de tal valor. Calculando para esta categoría unas 800 especies, el número de elementos nativos conocidos quedaría en alrededor de 18000.

Por otro lado, la experiencia de las últimas décadas indica claramente que lo que se sabe ahora de la flora fanerogámica de México seguramente está por debajo de 90% del total real, aunque también puede estimarse con bastante seguridad que está por encima de 75%. De ahí que un complemento de 20% sobre las 18000 unidades tal vez constituya una aproximación razonable. Con ello el número se elevaría a unas 21600 especies de

Cuadro 1. Proporción entre el número de especies y el número de géneros (cociente e/g) calculada para la familia Compositae y para la totalidad de algunas floras y listas florísticas.

	Flora fanerogámica total			Compositae		
	Géneros	Especies	e/g	Géneros	Especies	e/g
California (Munz y Keck, 1959)	1067	5590	5.1	141	696	4.9
Arizona (Kearney y Peebles, 1951)	907	3370	3.6	151	543	3.6
Nuevo México (Martin y Hutchins, 1980)	941	3728	4.0	138	564	4.1
Texas (Correll yJohnston, 1970)	1216	4839	3.9	158	578	3.7
Baja California (Wiggins, 1980)	862	2640	3.1	130	405	3.1
Desierto Sonorense (Wiggins, 1964)	794	2634	3.3	119	397	3.4
Est. Biol. Chamela (Lott, 1985)	434	754	1.7	21	27	1.3
Valle de México (Rzedowski y Rzedowski, 1979, 1985 y 1990)	672	2071	3.1	107	388	3.6
Est. Biol. Los Tuxtlas (Ibarra y Sinaca, 1987)	504	818	1.6	40	59	1.5
Tabasco (Cowan, 1983)	852	2147	2.5	62	101	1.7
Península de Yucatán (Sosa & al., 1985)	828	1907	2.3	59	107	1.8
Chiapas (Breedlove, 1986)	1701	7018	4.1	134	561	4.2
Guatemala (Standley, Williams & al., 1946-1976)	1799	7078	3.9	140	595	4.3

fanerógamas y el total de plantas vasculares a unas 22800, si la diversidad de las pteridofitas se calcula en ±1200. Dado, sin embargo, el carácter tentativo de estas últimas apreciaciones, la incertidumbre del valor obtenido no debe ser menor de 8%.

Respecto a los grupos taxonómicos mejor representados en la flora actualmente conocida, pueden ofrecerse los datos aproximados del Cuadro 2, del cual se desprende que seis familias suman aproximadamente 40% del total de géneros y especies.

Cuadro 2. Las familias mejor representadas en la flora fanerogámica de México.

	Géneros	Especies
Compositae	±310	±2400
Leguminosae	±130	±1800
Gramineae	±170	±950
Orchidaceae	±140	±920
Cactaceae	±70	±900
Rubiaceae	±80	±510

La relativa importancia de estas seis familias varía de una región a otra, y así, las Compositae, Gramineae y Cactaceae están definitivamente mejor representadas en el norte y en el centro del país, mientras que Orchidaceae y Rubiaceae son mucho más diversas en la mitad sur; además la participación de Leguminosae crece en general con el aumento de la temperatura.

Es factible que Orchidaceae en realidad superen a Gramineae, porque en el caso de las primeras aún falta un gran número de especies por descubrir y describirse, mientras que las segundas ya están relativamente bien conocidas en México.

No menos interesante resulta el aspecto de la distribución geográfica y ecológica de la diversidad vegetal en México. El mapa de la Fig. 1 ilustra a grandes rasgos lo que se sabe y se estima en cuanto a la riqueza de la flora en diferentes regiones de la República. La zona de máxima concentración de especies se extiende de Chiapas a Oaxaca y de ahí se bifurca en dos franjas un tanto menos importantes, una dirigiéndose hacia el centro de Veracruz y otra rumbo a Sinaloa y Durango. Resalta, por otro lado, la relativa pobreza de la flora de la Península de Yucatán.

Con el objeto de dar una idea general acerca de la manera como contribuyen las diferentes formaciones vegetales a integrar la flora de México, se elaboró el cuadro 3, en el cual se agrupa la vegetación en siete conjuntos, a cada uno de los cuales se le asigna el porcentaje estimado de su participación, más virtual que real, pues es claro que muchas especies prosperan en más de un tipo de vegetación, pero para fines de mayor claridad los porcentajes se ajustaron para sumar 100.

De acuerdo con esta valoración los bosques de coníferas y de encino contribuyen con casi una cuarta parte de la flora, mientras que los matorrales xerófilos junto con los

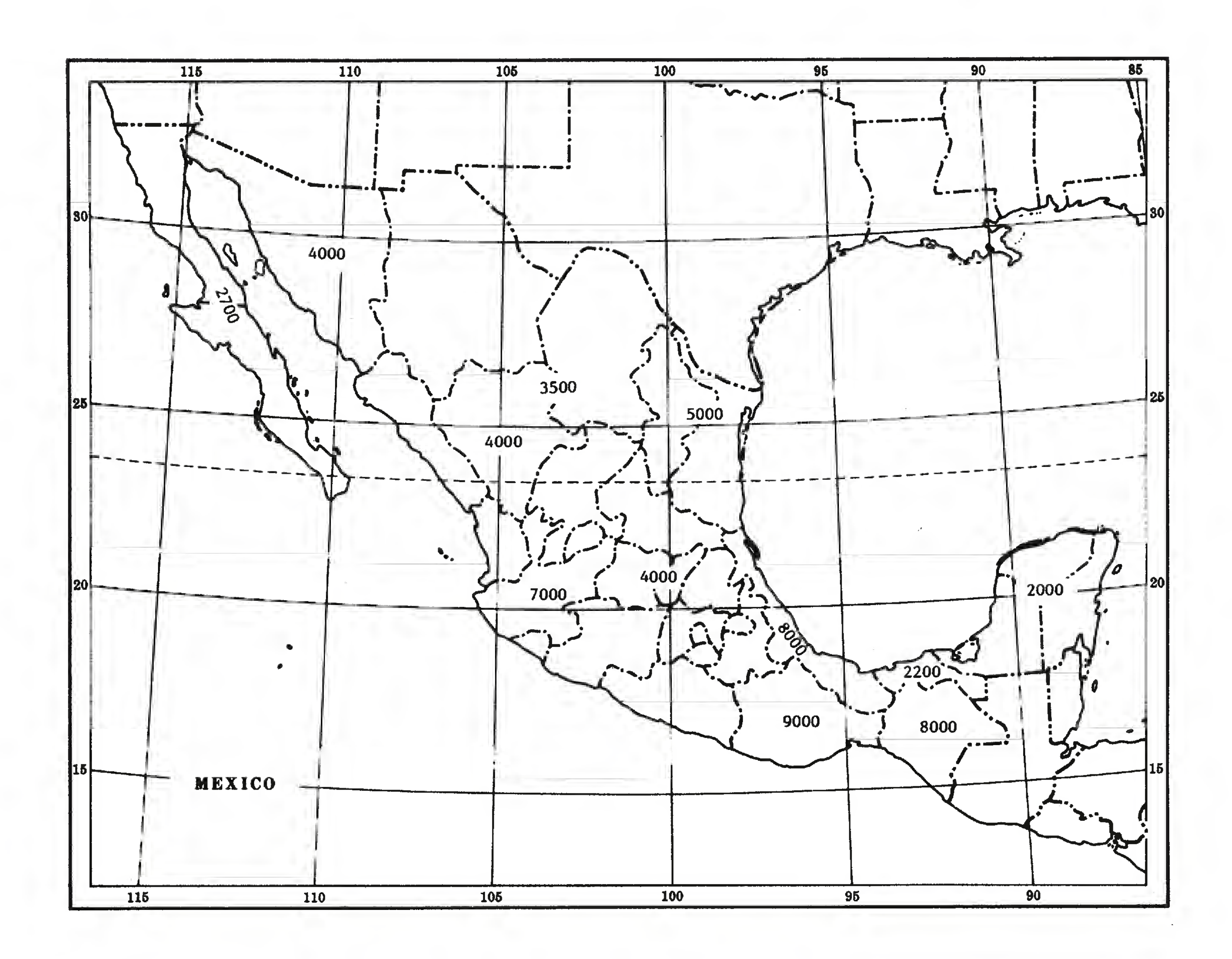


Fig. 1. Riqueza florística actualmente conocida o estimada de algunas regiones de la República Mexicana, expresada en números aproximados de especies de fanerógamas.

pastizales aportan alrededor de 20%. Las "selvas" o bosques tropicales conforman más de un tercio de la flora global, repartido en porciones no completamente equivalentes entre los húmedos por un lado y los semihúmedos y secos por el otro. La participación del bosque mesófilo de montaña es de alrededor de 10%, mientras que cantidades más pequeñas corresponden a la vegetación ruderal y arvense así como a la acuática y subacuática.

Aun cuando muy aproximados, estos valores resultan particularmente significativos si se les compara con la superficie que cubre en México cada uno de los conjuntos de vegetación y así se ve que por unidad de superficie el bosque mesófilo de montaña es por mucho el más diverso de todos. Le sigue en importancia el bosque tropical perennifolio, quedando en último lugar los matorrales xerófilos y los pastizales.

Cuadro 3. Participación proporcional estimada de los principales tipos de vegetación en el conjunto de la flora fanerogámica de México.

	Superficie aproximada que ocupa cada tipo de vegetación en relación al territorio del país entero	Riqueza florística estimada de cada tipo de vegetación expresada en:	
		número de especies	porcentaje con respecto al total de la flora
Matorrales xerófilos y pastizales	±50%	±6000	±20%
Bosques de coníferas y de encino	±21%	±7000	±24%
Bosque mesófilo de montaña	±1%	±3000	±10%
Bosque tropical perennifolio	±11%	±5000	±17%
Bosques tropicales subcaducifolio, caducifolio y espinoso	±17%	±6000	±20%
Vegetación acuática y subacuática		±1000	±3%
Vegetación ruderal y arvense		±2000	±6%

ENDEMISMO

Los taxa de distribución restringida revisten especial interés en los estudios biogeográficos y de la evolución orgánica. Fue Hemsley, quien hace un siglo estudió por primera vez el endemismo de la flora de México y delineó sus principales particularidades cuantitativas y cualitativas. Hoy el estado de conocimiento permite ofrecer más detalles, pero, como en el caso de la diversidad, la carencia de un inventario completo y de suficiente información sobre la distribución geográfica completa de muchos taxa siguen siendo una fuente de conspicuas faltas de precisión.

No conviene, por otra parte, perder de vista el hecho de que la repartición geográfica de los organismos por lo general hace caso omiso de las divisiones políticas de la corteza de nuestro planeta; en cambio con frecuencia está ligada con la delimitación de regiones naturales, definidas por condiciones fisiográficas, climáticas, edáficas, etc. Para ser congruente con tal circunstancia y dar cuenta de muchos endemismos verdaderos, será necesario en este capítulo extender las fronteras del país y así, se recurrirá al término

"Megaméxico 1" cuando se incluyan las partes de las zonas áridas sonorense, chihuahuense y tamaulipeca, que pertenecen a los Estados Unidos de América, al término de "Megaméxico 2", cuando se abarque el territorio centroamericano hasta el norte de Nicaragua y al término "Megaméxico 3" para comprender ambas extensiones (véanse los mapas de la Fig. 2).

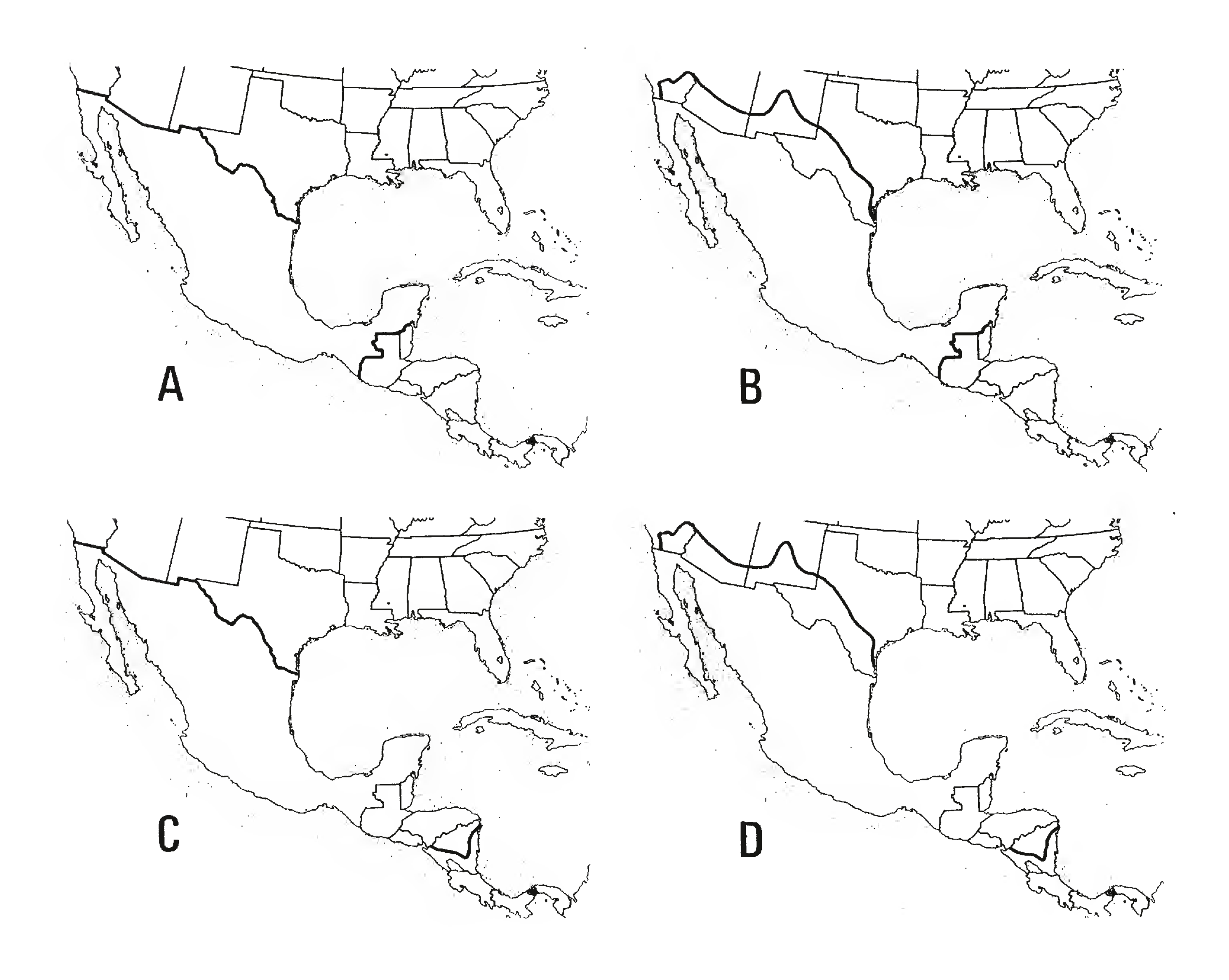


Fig. 2. Areas de referencia para la definición de endemismos: A. México; B. Megaméxico 1; C. Megaméxico 2; D. Megaméxico 3.

De esta manera pueden establecerse los valores del cuadro 4 para cuantificar las familias endémicas. Las cinco familias en cuestión son: Canotiaceae, Fouquieriaceae, Plocospermataceae, Pterostemonaceae y Simmondsiaceae.

Cuadro 4. Número de familias endémicas de la flora fanerogámica de México.

	De acuerdo con la clasificación de Engler y Prantl	De acuerdo con algunas clasificaciones modernas
México	0	1
Megaméxico 1	1	4
Megaméxico 2	0	2
Megaméxico 3	1	5

El monto de los géneros de distribución restringida se presenta a su vez en el Cuadro 5.

Cuadro 5. Número aproximado de géneros endémicos de la flora fanerogámica de México.

	Número	Porcentaje con respecto al total de 2410
México	±230	±10%
Megaméxico 1	±310	±13%
Megaméxico 2	±310	±13%
Megaméxico 3	±400	±17%

A nivel de especie, en la actualidad aún no resulta factible el cálculo directo de los valores en cuestión y los números que a continuación se presentan están basados primordialmente en un recuento hecho en floras de áreas limítrofes con México (California, Arizona, Nuevo México, Texas, Guatemala), computando las especies que se citan como comunes con México. A la cantidad de esta manera obtenida se sumaron 500, cifra estimada de elementos que no son endémicos, pero que faltan en las áreas vecinas mencionadas (o no habían figurado en las floras correspondientes). Además se añadieron 1000, monto aproximado de especies, cuya presencia en México se ha descubierto después de la publicación de las mencionadas floras. El total se restó de 18000. El cuadro 6 ilustra los valores obtenidos mediante el procedimiento explicado.

Cuadro 6. Número estimado de especies endémicas de la flora fanerogámica de México.

	Número	Porcentaje con respecto al total de 18000
México	±9300	±52%
Megaméxico 1	±10600	±59%
Megaméxico 2	±11500	±64%
Megaméxico 3	±12900	±72%

Esta estimación imprecisa debe considerarse como conservadora, sobre todo si se tiene en cuenta que son muchas las especies (probablemente del orden de 2000) de fanerógamas mexicanas aún sin describir, mismas que en su gran mayoría son evidentemente de distribución restringida. Por tal mecanismo se incrementarán principalmente los valores absolutos de las plantas endémicas; los porcentajes no deberán resultar tan afectados, pues sin duda se compensarán con numerosos registros nuevos para México de especies que previamente se conocían de otras partes.

A su vez es claro que la disposición geográfica de los endemismos no sigue los mismos patrones que la diversidad. Así, puede verse que los taxa de distribución restringida se concentran en primera instancia en las regiones de clima árido. Con privilegio a este respecto se hallan también:

a) la Península de Baja California (20 géneros y 25% de las especies) así como algunas islas alejadas de la masa continental, como la Isla Guadalupe (2 géneros y 21% de las especies) y el Archipiélago de las Revillagigedo (26% de las especies);

b) algunas islas y penínsulas ecológicas, como las Sierras Madres, la Depresión del Balsas, los picos de altas montañas, las áreas de suelos yesosos, etc.;

c) algunas áreas que deben haber jugado el papel de refugios durante los cambios climáticos del Pleistoceno.

En términos de vinculación ecológica general, la abundancia de endemismo de rango de familia y género está positiva y notablemente correlacionada con la aridez y se concentra en la vegetación xerófila. A nivel de especie (véase cuadro 7), sin embargo, son casi igualmente importantes los bosques de coníferas y de encino, que se distribuyen esencialmente a lo largo de macizos montañosos de clima fresco y semihúmedo. En segundo término se encuentran los bosques tropicales y caducifolios y los mesófilos de montaña, cuya relativa riqueza en endemismos se pone de manifiesto si se toma como unidad de referencia a Megaméxico 2. Los más postergados en este renglón son los bosques tropicales perennifolios, sobre todo los ubicados al oeste del Istmo de Tehuantepec, pues quedan superados aun por la vegetación acuática y subacuática así como por las malezas.

Cuadro 7. Proporción estimada de especies endémicas en la flora de diferentes tipos de vegetación de México, expresada en porciento con respecto al número total de especies de cada unidad de vegetación. Los valores se basan en pocos recuentos y por consiguiente representan aproximaciones gruesas.

	México	Megaméxico 1	Megaméxico 2	Megaméxico 3
Matorrales xerófilos y pastizales	±60	±90	±60	±90
Bosques de coníferas y de encino	±70	±75	±80	±85
Bosque mesófilo de montaña	±30	±30	±60	±60
Bosque tropical perennifolio	±5	±5	±20	±20
Bosques tropicales subcaducifolio, caducifolio, y espinoso	±40	±40	±60	±60
Vegetación acuática y subacuática	±15			±20
Vegetación ruderal y arvense	±20			±30

MEXICO COMO ASIENTO DE EVOLUCION DE LINAJES VEGETALES

La portentosa profusión y la profundidad del endemismo en la flora de México, asociada a su apreciable diversidad, es indicadora de que el territorio del país ha sido lugar de origen y desarrollo de un gran número de grupos de plantas.

El fenómeno es particularmente espectacular en las zonas áridas y semiáridas, donde el endemismo a menudo no sólo atañe a grupos taxonómicos de rango elevado, sino también a formas biológicas, siendo así el responsable de la singularidad de su flora. Así, por ejemplo, la familia Cactaceae, aunque originaria de Sudamérica, ha definido en el país su máxima diversidad, abundancia e importancia, contando con alrededor de 900 especies, de las que más de 95% son de distribución restringida a Megaméxico 1.

La familia Fouquieriaceae, igualmente endémica a Megaméxico 1 y con toda probabilidad engendrada ahí destaca por las formas biológicas de sus representantes, que son insólitas aun entre las xerófitas. No menos sugestivas son las variantes que ofrecen las especies de *Agave*, género que en la actualidad no limita su área a México, pero es aquí donde se diversificó taxonómica y morfologicamente y donde con toda probabilidad se originó. Cuadro similar ofrece también *Yucca*, al igual que *Dasylirion, Nolina, Krameria* y varios géneros más.

En cuanto a otras partes del país, cabe destacar la región montañosa de clima semihúmedo y fresco, donde ha evolucionado una flora sorprendentemente rica, no sólo a nivel de plantas herbáceas, sino también de muchos arbustos y árboles. Entre los ejemplos de esta abundancia sobresalen *Castilleja* (±50 spp.), *Eryngium* (±50 spp.), *Eupatorium* (±220 spp.), *Muhlenbergia* (±100 spp.), *Pinus* (±50 spp.), *Quercus* (±165 spp), *Salvia* (±300 spp., fide Ramamoorthy), *Sedum* (±60 spp.), *Senecio* (±180 spp.) y *Stevia* (±70 spp.).

En el bosque mesófilo de montaña el más diversificado resulta ser el grupo de epifitas, con *Epidendrum*, *Peperomia* y *Tillandsia* numericamente muy bien representados.

En la tierra caliente de la vertiente pacífica, en cambio, descuella la profusión e importancia de las sesenta y tantas especies de *Bursera*, casi todas endémicas a Megaméxico 3, no quedándose muy atrás *Acacia, Euphorbia* e *Ipomoea*.

Desde hace más de un siglo se sabe que en el territorio de la República se localizan más géneros, más especies y más individuos de la familia Compositae que en cualquier otra parte del mundo. A ello cabe agregar que al parecer ésta es la familia más grande de las fanerógamas.

Dentro de los representantes mexicanos de las gramíneas, además de *Muhlenbergia* ya mencionada, sobresale en particular *Bouteloua*. Hoy en día este taxon está ampliamente distribuido en América, pero su diversidad (alrededor de 40 especies) se concentra casi totalmente en el país y su origen, al igual que el de ocho géneros derivados o satélites, también debe atribuirse a México (Rzedowski, 1975; Stebbins, 1975). Entre las leguminosas un caso similar lo constituyen *Dalea* y *Marina*, entre las rubiáceas *Bouvardia*, entre las gesneriáceas *Achimenes*, entre las ramnáceas *Karwinskia*, entre las escrofulariáceas *Lamourouxia*, entre las cucurbitáceas *Cucurbita*, entre las onagráceas *Lopezia*, para mencionar sólo unos cuantos ejemplos.

Tampoco debe quedar inadvertida la importancia de este país como centro de evolución de malezas. Es muy notable que, a diferencia de lo que se observa en algunos otros países de América, como Canadá, Estados Unidos, Argentina o Uruguay, en los que casi la totalidad de la flora arvense está constituida por especies introducidas, en la mayor parte del territorio mexicano prevalecen en forma definitiva las malezas nativas de la región. Una importante proporción de estas malas hierbas sigue conservando su carácter de elementos endémicos. Numerosos representantes de géneros como *Argemone*, *Bidens*, *Euphorbia*, *Melampodium*, *Physalis*, *Sicyos*, etc. pertenecen a este peculiar grupo ecológico, que se encuentra en pleno proceso de evolución.

AFINIDADES GEOGRAFICAS Y ORIGENES DE LA FLORA

Sin menoscabo de la importancia de México como centro de intensa evolución de plantas, es indudable que muchos miembros de su flora o al menos sus antecesores han arribado al territorio del país, procedentes de otras partes del continente o del mundo.

Las indagaciones tendientes a establecer los lugares y las fechas de origen de linajes vegetales y de floras, así como la forma como estos conjuntos migraron a través de la Tierra y del tiempo requieren de un firme y masivo apoyo del registro fósil, pero la

mencionada fuente de información es todavía muy fragmentaria para México y para todo el resto de América Latina. Estudios monográficos y biosistemáticos de géneros y de otros niveles taxonómicos pueden en algunos casos dar mucha luz en cuanto a la génesis del grupo en cuestión, pero tales investigaciones son igualmente escasas para las plantas de este país.

En consecuencia, el grueso de las ideas que se tiene en la actualidad acerca de la procedencia geográfica de la flora de México y de sus diferentes elementos ha de descansar todavía en gran medida sobre los conocimientos acerca de la distribución actual de las especies, de los géneros y de otros taxa vegetales. Como se sabe y como se verá más adelante, la interpretación de los hechos de la repartición de los organismos no siempre es sencilla y a veces puede ser equívoca. Aun así, el método es valioso, ha logrado sobrevivir la prueba del tiempo y ha ayudado a resolver muchos problemas importantes.

De manera clásica y rutinaria se han estado reconociendo en la flora de México tres elementos geográficos primordiales: el meridional, el boreal y el endémico o autóctono. El cuadro 8 (tomado de Rzedowski, 1978) es un ensayo de evaluación de la participación proporcional de estos componentes, determinados a nivel de género, en los principales tipos de vegetación de México. De las estimaciones presentadas ahí cabe deducir que la afinidad austral de la flora supera de manera abrumadora (±4 veces) a la septentrional y es mucho mayor también que la autóctona, aunque de hacerse el análisis a nivel de especie, esta última proporción se alteraría substancialmente.

Cuadro 8. Representación aproximada, a nivel de género, de los principales elementos geográficos de la flora en los diferentes tipos de vegetación de México. El punto indica la presencia del elemento en cuestión, pero en proporciones insignificantes.

Tipos de vegetación	Elementos geográficos		
	meridional	boreal	endémico
Bosque tropical perennifolio	xxxxxxxx	•	•
Bosque tropical subcaducifolio	xxxxxxx	•	x
Bosque tropical caducifolio	xxxxxx	•	xx
Bosque espinoso	xxxxx	•	xxx
Matorral xerófilo	xxx	x	xxxx
Pastizal	xxx	xx	xxx
Bosque de encino	xxx	xxx	xx
Bosque de coníferas	xxx	xxx	xx
Bosque mesófilo de montaña	xxxxx	xx	x

Como primera consecuencia de la vinculación tan manifiesta con el sur, es preciso ubicar la mayor parte del territorio de México dentro del reino florístico neotropical. La segunda consecuencia es que una parte importante de la flora del país debe haberse

originado en Centro y Sudamérica, como lo enfatizan también Raven y Axelrod (1974: 626). De esta circunstancia no hay mucha duda, pues la atestiguan tanto linajes de tierra caliente (*Byrsonima, Cecropia*), como de clima fresco de las montañas (*Befaria, Brunellia*), como también de regiones áridas y semiáridas (Cactaceae, *Nicotiana*).

Sin embargo, no conviene dejar inadvertido el hecho de que muchos de los linajes hoy distribuidos a través del Neotrópico pueden: a) haberse originado en México y migrado hacia el sur, y b) proceder de otras partes del mundo, pudiendo haberse extinguido el grupo en porciones importantes de su antigua área de distribución.

Para ilustrar la primera opción existen numerosos ejemplos en Compositae (*Flourensia, Galinsoga, Gutierrezia, Montanoa, Tagetes*, etc.), Gramineae (*Aegopogon, Bouteloua, Erioneuron, Pappophorum*, etc.) y en muchas otras familias. Aquí, entre paréntesis, cabe agregar que ha sido igualmente importante la radiación de elementos de origen mexicano hacia el norte, sobre todo a nivel de plantas de clima árido y semiárido, pero de ninguna manera restringida a tales ambientes, como lo ejemplifica McVaugh (1952) en el caso de los complejos de *Prunus serotina* y de *Lobelia cardinalis*.

En cuanto a la segunda alternativa, las pruebas son más difíciles de revelarse, pero la importancia de estas procedencias dista mucho de ser exigua.

Puede verse, por ejemplo, que las afinidades florísticas entre México y Africa no han sido todavía adecuadamente analizadas, pero sin duda son más importantes de lo que indica un examen superficial. Así, el género *Bursera*, tan importante en la flora de la vertiente pacífica de este país, con toda probabilidad es de ascendencia africana, pues ahí se concentran los grupos que le son afines, a mencionar *Aucoumea, Boswellia* y *Commiphora*. Lo más interesante del caso es que la distribución geográfica actual de *Bursera* (sur de Estados Unidos a las Guayanas y Perú), aunada a los restos fósiles conocidos (oeste de Estados Unidos e Inglaterra) señala que este linaje gondwaniano aparentemente no llegó aquí por vía de Sudamérica, sino con más probabilidad migró por la ruta de Laurasia, que durante largos periodos del Terciario tuvo un clima mucho más cálido que el actual. El familiar mezquite (*Prosopis*) es igualmente de ascendencia africana (Burkart, 1976) y a pesar de la gran diversificación del grupo en Sudamérica, no es imposible que haya utilizado el mismo camino en su desplazamiento. Lo anterior iría de acuerdo con la tesis de Thorne (1973) de que las escasas afinidades florísticas entre América tropical y Africa indican una gran antigüedad (tal vez pre-Cretácica) de la separación de Gondwana occidental. En tal circunstancia queda excluido el papel de Sudamérica como importante puente de intercambios de fanerógamas entre Africa y América del Norte.

En el bosque mesófilo de montaña de México y de Centroamérica existe un conjunto de géneros comunes con el este de Asia, de los cuales no pocos están representados en Sudamérica, otros en cambio en el este de los Estados Unidos; otros más, como *Cleyera, Deutzia, Distylium, Engelhardtia, Microtropis* y *Mitrastemon* sólo se han colectado en México, Centroamérica y Asia. Sharp (1966) postula el origen asiático de muchos de estos elementos y como vía migratoria propone el Estrecho de Bering y el oeste de Norteamérica, de donde hoy se desconocen estas plantas, pero varias se han encontrado al estado fósil.

Como ya lo sospecharon Berry (1937), así como Raven y Axelrod (1974: 623), existen muchas probabilidades de que cierta proporción de plantas que en el presente

prosperan en México o en el Neotrópico en general, de hecho procede de antecesores laurasiáticos de clima subtropical, pero los linajes correspondientes se extinguieron en muchas partes del Hemisferio Norte con el recrudecimiento del clima en épocas recientes. Es factible que grupos como *Annona, Cedrela, Celastrus, Dendropanax, Meliosma, Ocotea, Persea, Saurauia, Stemmadenia, Symplocos, Ternstroemia* y muchos otros más, que con los conocimientos actuales resulta difícil detectar, hayan tenido su génesis en esa parte de la corteza terrestre y posteriormente hayan penetrado a Sudamérica. La opinión de Gentry (1982) no va muy de acuerdo con este hecho, pero su razonamiento parte de la aceptación del origen gondwanlano de muchos grupos en que tal procedencia sólo es hipotética.

Cabe recordar en este contexto, que el significado fitogeográfico de las relaciones de la flora del SE de México con la de Asia y Africa ha sido también enfatizado por Miranda (1960).

Por su condición de archipiélago y en función de su considerable edad geológica, las Antillas han sido un núcleo importante de evolución de plantas, aunque, al igual que en el caso de México, el conjunto de su flora es de clara afinidad neotropical. En este país la influencia directa de los elementos florísticos propios de las islas del Caribe se manifiesta mayormente en la Península de Yucatán, pero también se deja sentir en algunas otras regiones. Por otra parte, sin embargo, es muy probable que un contingente significativo de linajes hoy ampliamente distribuidos en Latinoamérica se haya originado en las Antillas. Son al menos sospechosos de esta procedencia *Bourreria, Calyptranthes, Exostema, Harpalyce, Hyperbaena, Jacquinia, Machaonia, Malpighia, Pisonia, Rhacoma, Rondeletia, Roystonea, Sabal, Zamia,* etc.

Todo lo anterior conduce a la conclusión de que el aporte florístico que el territorio de la República ha recibido desde el sur, sin dejar de ser cuantioso, no fue tan desmesurado, como parecería indicarlo la vinculación con Centro y Sudamérica, indicada en el cuadro 8. Cabe razonar que esta continuidad de la flora sin duda tiene hondas bases ecológicas, consistentes sobre todo en la gran analogía de condiciones climáticas.

Tocante a la ubicación cronológica de los eventos del pasado, aún no es mucho lo que puede decirse. Hasta hace relativamente poco prevalecía la creencia de que la actual complejidad florística de México debe haberse originado en gran medida en el Pleistoceno o poco antes; hoy no se tiene duda de que sus raíces son considerablemente más profundas. Los hallazgos paleopalinológicos (Graham, 1976; Palacios, 1985; Tomasini, 1980) indican que el elemento boreal (*Abies, Acer, Carya, Cedrus, Cornus, Engelhardtia, Fagus, Fraxinus, Liquidambar, Liriodendron, Nyssa, Picea, Pinus, Platanus, Populus, Quercus, Tilia, Ulmus,* etc.) estaba presente en Veracruz y en Chiapas en el Mioceno y al parecer en menor proporción en el Oligoceno. También existía ya ahí el elemento austral, tanto con componentes de clima caliente (*Alibertia, Astrocaryum, Ayenia, Coccoloba, Enterolobium, Faramea, Matayba, Paullinia,* etc.), como de clima fresco (*Brunellia, Calatola, Gunnera, Hoffmannia, Nothofagus, Phyllonoma, Podocarpus, Weinmannia,* etc.). Igualmente estaban ya representados los elementos (como *Alfaroa, Chiranthodendron* y *Deppea*), que al menos en la actualidad están restringidos en su distribución a México y regiones adyacentes.

Mucho más escasa es la información que se tiene sobre la presencia de xerófitas fósiles, pero aquí, como es sabido, hay pocas esperanzas de que tales fósiles se preserven

más allá de lo esporádico. De ahí que la edad de la flora propia de regiones áridas es particularmente difícil de ubicar. Axelrod (1979) opina que el "Desierto Sonorense" del NW de México y SW de Estados Unidos existe como tal desde el Pleistoceno, señalando que su vegetación ha ido evolucionando a partir de enclaves de clima semiárido que se manifiestan desde el Mioceno temprano o tal vez desde el Eoceno tardío. No obstante, no existen razones de peso para afirmar que el clima árido constituye un fenómeno tan reciente en las latitudes de México y su altamente diversificada flora xerófila más bien sugiere una época prolongada de evolución, iniciada tal vez en el Cretácico mismo. En favor de esta idea se pronuncian los hallazgos de restos fósiles de *Prosopis*, de *Vauquelinia* y de *Agave* en el Ecoceno del oeste de Estados Unidos, así como de *Fouquieria*, *Pachycormus* y *Condalia* en el Mioceno de la misma región (Axelrod, 1979).

Por otra parte, varios autores (Axelrod, 1950; Raven, 1963; Wells y Hunziker, 1976) insisten en que *Larrea* ha arribado a México de Sudamérica en el Cuaternario o quizás aún después. El origen austral de este importante elemento de la vegetación xerófila de Norteamérica es probable, pero en lo que toca a su época de llegada no hay ninguna prueba convincente. Existen, a su vez, claros indicios de que el intercambio de plantas entre zonas áridas de Norte y Sudamérica, al menos, se inició en épocas más antiguas. Testigos de tal fenómeno son las especies de *Condalia, Fagonia, Hoffmanseggia, Lycium, Menodora, Nicotiana, Prosopis, Selaginella, Ziziphus,* al igual que varios linajes de la familia Cactaceae.

En consecuencia, cabe concluir de la información paleobotánica existente que, si bien las fluctuaciones climáticas y los cambios fisiográficos ocurridos durante el Pleistoceno pueden haber contribuido ampliamente a la diversificación de la flora de México, no hay duda de que sus rasgos fundamentales ya habían quedado bien establecidos desde el Terciario Medio y muchos posiblemente bastante antes.

AGRADECIMIENTOS

Doy las gracias a Helia Bravo, Eric Hágsater, T. P. Ramamoorthy, Mario Sousa, Sergio Zamudio y sobre todo a mi esposa Graciela Calderón por la ayuda que me han brindado en la preparación de esta contribución.

LITERATURA CITADA

Axelrod, D. I. 1950. Evolution of desert vegetation. Carn. Inst. Wash. Publ. 590: 215-306.

Axelrod, D. I. 1979. Age and origin of Sonoran Desert vegetation. Occas. Papers Calif. Acad. Sci. 132: 1-74.

Berry, E. W. 1937. Tertiary floras of eastern North America. Bot. Rev. 3: 31-46.

Breedlove, D. E. 1986. Listados florísticos de México. IV. Flora de Chiapas. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 246 pp.

Burkart, A. 1976. A monograph of the genus *Prosopis* (Leguminosae subfam. Mimosoideae). Journ. Arnold Arbor. 57: 217-249; 450-485.

Correll, D. S. y M. C. Johnston. 1970. Manual of the vascular plants of Texas. Texas Research Foundation. Renner, Texas. 1881 pp.

Cowan, C. P. 1983. Listados florísticos de México. I. Flora de Tabasco. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 123 pp.
Gentry, A. H. 1982. Neotropical floristic diversity: phytogeographical connections between Central and South America, Pleistocene climatic fluctuations or an accident of the Andean orogeny? Ann. Mo. Bot. Gard. 69: 557-593.
Graham, A. 1976. Studies in neotropical paleobotany. II. The Miocene communities of Veracruz, Mexico. Ann. Mo. Bot. Gard. 63: 787-842.
Hemsley, W. B. 1886-1888. Outlines of the geography and the prominent features of the flora of México and Central America. In: Biologia Centrali-Americana. Botany, vol. IV. R. H. Porter. London. pp. 138-315.
Ibarra M., G. y S. Sinaca C. 1987. Listados florísticos de México. VII. Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 51 pp.
Kearney, T. H. y R. H. Peebles. 1951. Arizona flora. University of California Press. Berkeley, California. 1032 pp.
Lott, E. J. 1985. Listados florísticos de México. III. La Estación de Biología Chamela, Jalisco. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 47 pp.
Martin, W. C. y C. R. Hutchins. 1980. A flora of New Mexico. J. Cramer. Vaduz, Alemania. 2 vols.
McVaugh, R. 1952. Suggested phylogeny of *Prunus serotina* and other wide ranging phylads in North America. Brittonia 7: 317-346.
Miranda, F. 1959. Posible significación del porcentaje de géneros bicontinentales en América tropical. An. Inst. Biol. Méx. 30: 117-150.
Munz, P. A. y D. D. Keck. 1959. A California flora. University of California Press. Berkeley y Los Angeles. 1681 pp.
Palacios Ch., R. 1985. Estudio palinológico y paleoecológico de las floras fósiles del Mioceno Inferior y principios del Mioceno Medio de la región de Pichucalco, Chiapas. Tesis Doctoral. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas. Instituto Politécnico Nacional. México, D.F. 261 pp.
Raven, P. H. 1963. Amphitropical relations in the flora of North and South America. Quart. Rev. Biol. 29: 121-177.
Raven, P. H. y D. I. Axelrod. 1974. Angiosperm biogeography and past continental movements. Ann. Mo. Bot. Gard. 61: 539-673.
Rzedowski, J. 1965. Relaciones geográficas y posibles orígenes de la flora de México. Bol. Soc. Bot. Méx. 29: 151-177.
Rzedowski, J. 1975. An ecological and phytogeographical analysis of the grasslands of Mexico. Taxon 24: 67-80.
Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Editorial Limusa. México, D.F. 432 pp.
Rzedowski, J. y G. C. de Rzedowski. 1979. Flora fanerogámica del Valle de México. Vol. I. Compañia Editorial Continental, S.A. México, D.F. 403 pp.
Rzedowski, J. y G. C. de Rzedowski. 1985. Flora fanerogámica del Valle de México. Vol. II. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas e Instituto de Ecología. México, D.F. 674 pp.
Rzedowski, J. y G. C. de Rzedowski. 1990. Flora fanerogámica del Valle de México. Vol. III. Instituto de Ecología. Pátzcuaro, Mich. 494 pp.
Sharp, A. J. 1966. Some aspects of Mexican phytogeography. Ciencia, Méx. 24: 229-232.
Sosa, V. et al. 1985. Etnoflora yucatanense. Lista florística y sinonimia maya. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos. Xalapa, Ver. 225 pp.
Standley, P. C. 1920-1926. Trees and shrubs of Mexico. Contr. U. S. Nat. Herb. 23: 1-1721.
Standley, P. C., L.O. Williams et al. 1946-1976. Flora of Guatemala. Fieldiana: Botany 24 (12 partes e índice), 26 (2 partes).
Stebbins, G. L. 1975. The role of polyploid complexes in the evolution of North American grasslands. Taxon 24: 91-106.

Thorne, R. F. 1973. Floristic relationships between tropical Africa and tropical America. In: Meggers, E. J., E. S. Ayensu y D. Duckworth (eds.). Tropical forest ecosystems in Africa and South America. Smithsonian Institution Press. Washington, D.C. pp. 27-47.

Tomasini O., A. C. 1980. Estudio palinológico del Oligoceno de Simojovel, Chiapas, México. Tesis. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 126 pp.

Wells, P. V. y J. H. Hunziker. 1976. Origin of the creosote bush (*Larrea*) desert of southwestern North America. Ann. Mo. Bot. Gard. 63: 843-861.

Wiggins, I. L. 1964. Flora of the Sonoran Desert. In: Shreve, F. e I. L. Wiggins. Vegetation and flora of the Sonoran Desert. Stanford University Press. Stanford, California. 2 vols.

Wiggins, I. L. 1980. Flora of Baja California. Stanford University Press. Stanford, California. 1025 pp.

Acta Botánica Mexicana (1991), 14:23-32

DOS ESPECIES NUEVAS DE *PINGUICULA* (LENTIBULARIACEAE) DEL ESTADO DE OAXACA, MEXICO[1]

SERGIO ZAMUDIO Y JERZY RZEDOWSKI

Instituto de Ecología, Centro Regional del Bajío
Apartado Postal 386; 61600 Pátzcuaro, Mich. México

RESUMEN

Se describen como nuevas *Pinguicula hemiepiphytica* y *P. utricularioides* (Subg. *Pinguicula*), del estado de Oaxaca, México. Aunque superficialmente semejantes a *P. moranensis* de la sección *Orcheosanthus*, las dos especies nuevas quedan excluidas de esta sección en virtud del tubo de la corola largamente infundibuliforme. Para ubicar a estos taxa así como a *P. crassifolia* dentro del subgénero *Pinguicula* se proponen una nueva sección (*Longitubus*) y dos subsecciones (*Infundibulares* y *Utricula-riopsis*).

ABSTRACT

Pinguicula hemiepiphytica and *P. utricularioides* (Subg. *Pinguicula*) from the state of Oaxaca, Mexico, are described as new species. Though similar to *P. moranensis* of section *Orcheosanthus*, the new species do not fit in this section because of their long funnelform corolla-tube. A section (*Longitubus*) and two subsections (*Infundibulares* and *Utriculariopsis*) are proposed to include these new species together with *P. crassifolia*.

Al continuar el estudio de las especies mexicanas del género *Pinguicula* (Lentibulariaceae), se encontraron especímenes correspondientes a dos taxa del estado de Oaxaca, que por sus características adaptativas y morfológicas se consideran novedades para la ciencia.

La primera planta que se describe en este trabajo ha sido colocada en los herbarios bajo el nombre de *P. moranensis* H.B.K., una especie variable y compleja a la cual con frecuencia se asignan materiales de *Pinguicula* de corolas grandes y espolones largos que no caben en otra parte. Sin embargo, por el gran tamaño de sus flores y su tendencia a adoptar el hábito epifítico llamó la atención de los autores, quienes consideraron conveniente estudiarla con más detalle.

La revisión de los ejemplares mostró diferencias significativas con respecto a *P. moranensis*, y la observación en el campo confirmó que se trata de una especie no descrita hasta ahora.

---

[1] Este trabajo fue realizado con el apoyo del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, del Centro de Investigación y Desarrollo del Estado de Michoacán y del Consejo de Ciencia y Tecnología del Estado de Querétaro.

Pinguicula hemiepiphytica Zamudio & Rzedowski sp. nov. (Fig. 1).

Herba perennis, epipetrica vel epiphytica. Folia radicalia dimorpha; "aestivalia" 4-12, subpetiolata, laminae ellipticae usque ad circulares, margine leviter involutae, (20) 30-70 mm longae, (12) 20-55 mm latae, petioli 3-15 mm longi; "hiemalia" numerosa, spathulata usque ad oblanceolata, ciliata, 10-20 mm longa, 1-6 mm lata. Pedunculi 1-3, erecti, villosi. Flores 35-80 mm longi (calcare incluso); calyx bilabiatus, lobis oblongis, 3-6 mm longis, 1.2-3.5 mm latis; corolla bilabiata, violaceo-purpurea vel punicea, fauce alba, labium superum bilobatum, lobis obovato-cuneatis usque ad oblongis, apice rotundatis vel truncatis, 10-19 mm longis, 7-15 mm latis, labium inferum trilobatum, lobis obovato-cuneatis usque ad oblongis, lateralibus apice rotundatis vel truncatis, 8-21 mm longis, 6-17 mm latis, lobus medius lateralibus major, apice emarginatus, 12.5-22 mm longus, 9.5-22 mm latus; tubus infundibuliformis, 10-26 mm longus, 4-7 mm latus, intus dense pubescens, pilis cylindrico-subulatis, multicellularibus, retrorsis, palatum nullum, calcar cylindrico-subulatum, rectum vel recurvatum, 12-30 mm longum. Capsula subglobosa, 4-6 mm diametro. Semina numerosa, fusiformia, superficie reticulata, spiculata.

Hierba perenne, epipétrica o epífita, de (6)8 a 20 cm de alto. Hojas dimórficas, las de "verano" 4 a 12, subpecioladas, lámina elíptica a circular, margen entero, ligeramente involuto, de (20)30 a 70 mm de largo, por (12)20 a 55 mm de ancho, peciolo corto, de 3 a 15 mm; hojas de "invierno" numerosas, espatuladas a oblanceoladas, ciliadas, de 10 a 20 mm de largo por 1 a 6 mm de ancho. Pedúnculos 1 a 3 por planta, glandular-pilósulos, de 40 a 165 mm de largo por 1 a 2 mm de ancho. Flores de 35 a 80 mm de largo (incluyendo el espolón). Cáliz bilabiado, con pelos glandulares dispersos, el labio superior dividido casi hasta su base en tres lóbulos oblongos de 3.5 a 6 mm de largo, por (1.5)2 a 3.5 mm de ancho; el labio inferior dividido hasta 3/4 partes de su longitud en dos lóbulos oblongos, de 3 a 6 mm de largo, por (1.2)2 a 3 mm de ancho. Corola bilabiada, violáceo-purpúrea a rosada, con el centro blanco, lóbulos del labio superior obovado-cuneados a oblongos, ápice redondeado a truncado, de 10 a 19 mm de largo, por 7 a 15 mm de ancho, lóbulos del labio inferior obovado-cuneados a oblongo-cuneados, los laterales con el ápice redondeado a truncado, de 8 a 21 mm de largo, por 6 a 17 mm de ancho, el lóbulo medio es más grande, de 12.5 a 22 mm de largo, por 9.5 a 22 mm de ancho, con el ápice emarginado; tubo largamente infundibuliforme, de 10 a 26 mm de largo, por 4 a 7 mm de ancho, con pelos retrorsos, multicelulares, cilíndricos y subulados en su interior; paladar no desarrollado; espolón cilíndrico-subulado, recto o recurvado, de 12 a 30 mm de largo, por 1 a 2(3) mm de ancho. Anteras transversalmente elípticas, de 1 mm de largo, los filamentos glandulosos. Estigma bilobado, el labio inferior agrandado, hemicircular, fimbriado, de 3 mm de diámetro. Cápsula subglobosa, de 4 a 6 mm de diámetro, glandular-pubescente. Semillas numerosas, fusiformes, con la superficie reticulada y espiculada.

TIPO: México, Oaxaca, 58 km al N de Ixtlán, por la carretera a Valle Nacional, sobre taludes, entre colonias de musgos, bosque mesófilo de montaña, alt. 2200 m, 12.X.1987, *S. Zamudio 5630* (HOLOTIPO: IEB. ISOTIPOS: ENCB, CHAPA, MEXU).

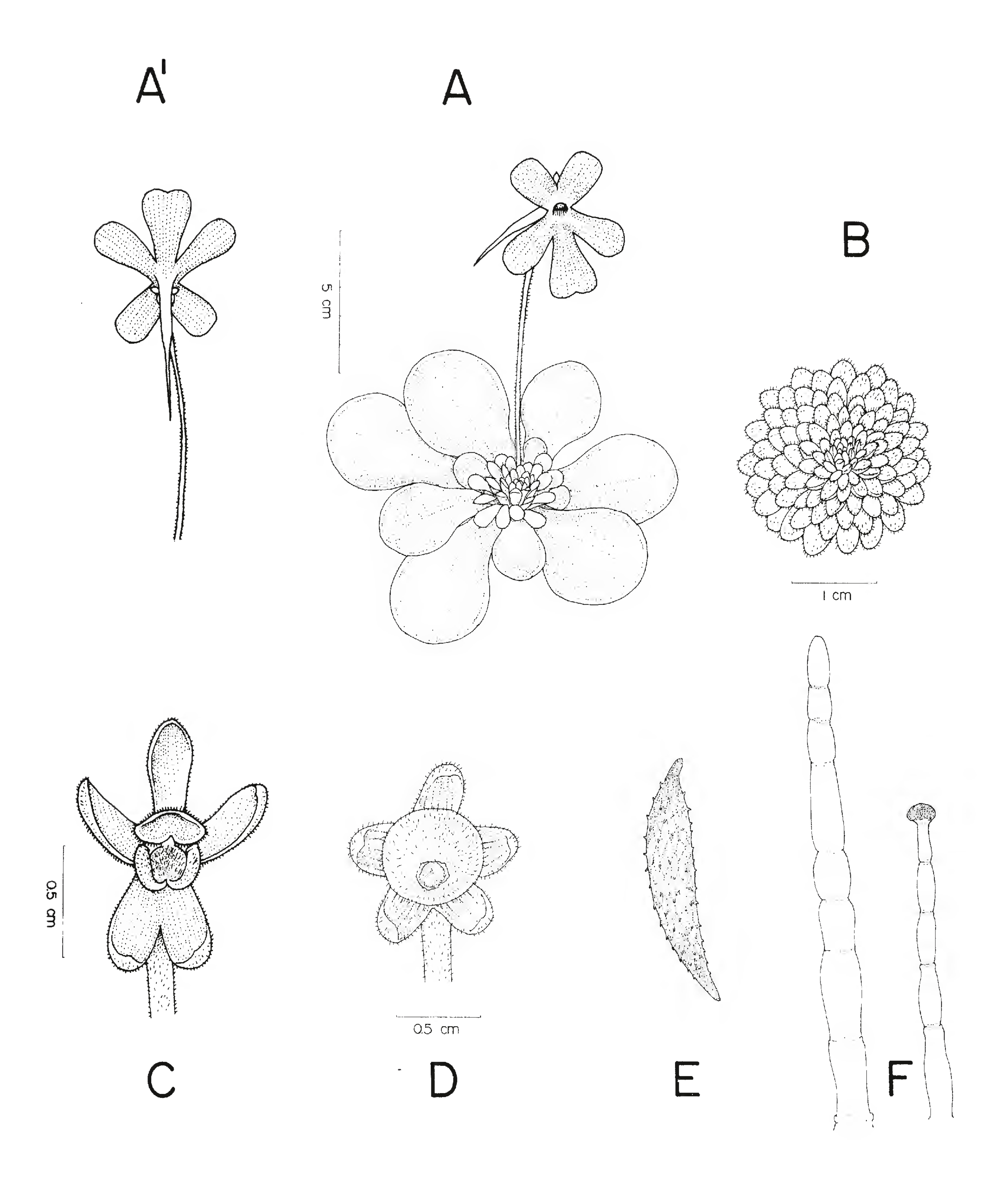


Fig. 1. ***Pinguicula hemiepiphytica*. A. Hábito, planta con roseta de "verano"; A'. Vista posterior de la flor mostrando el tubo largamente infundibuliforme; B. Roseta de "invierno"; C. Cáliz mostrando los estambres y el ovario; D. Fruto; E. Semilla; F. Pelos del interior del tubo de la corola. Dibujo de Miguel Carmona.**

Material adicional examinado: MEXICO, Oaxaca, Along rd. betw. Ixtlan and Valle Nacional, 32 mi. by rd. above Valle Nacional, ca. 17°35'N, 96°25'W; on steep mossy banks, alt. 7000 ft., fls. lavender-pink, 20.VI.1969, *G.L. Webster & G.J. Breckon 15391* (MEXU); 60 km al N de Ixtlán, sobre la carretera a Tuxtepec, bosque mesófilo de montaña, alt. 2150 m, planta epífita, flores moradas, 26.V.1973, *Rzedowski 30616* (ENCB, CHAPA, MEXU); 46 km al SSW de Valle Nacional, sobre la carretera a Oaxaca, alt. 2050 m, planta epífita, flores rosadas, 26.VI.1975, *Rzedowski 33357* (ENCB); Hwy 175, between Oaxaca and Tuxtepec, steep slopes on the Gulf side where extra rainfall is common, in the cloud forest, alt. 6600 ft., 15.VIII.1975, *Torke, Dunn & LeDoux 510* (ENCB, INIF, MEXU); 10 km al S de La Esperanza, carretera Oaxaca-Tuxtepec, Distrito de Tuxtepec, bosque mesófilo de montaña de *Engelhardtia mexicana*, alt. 2030 m, hierba con flores de color lila, abundante en los declives de la carretera, 3.VIII.1981, *Abisaí García M. et al. 667* (IEB, MEXU); La Cascada de Comaltepec, brecha 64, bosque mixto de *Weinmannia* y pino, planta insectívora, flores rosas, 16.IV.1982, *R. Cedillo T.* con *R. Torres* y *D. Lorence 1226* (MEXU); 5 km al N de la desviación a San Pedro Yolox, bosque de pino-encino, alt. 2290 m, planta epífita, sobre encinos, flor color lila,1.VII.1982, *R. Cedillo Trigos* y *R. Torres 1581* (MEXU); 5 km al N de Cerro Humo Chico, carr. Ixtlán a Valle Nacional, bosque de encinos, flores lilas, epífitas sobre encino, 26.IX.1982, *R. Cedillo T.* y *R. Torres 1866* (MEXU); 14 km al S de La Esperanza, carretera Tuxtepec-Oaxaca, municipio de Comaltepec, Distrito de Ixtlán, bosque mesófilo, alt. 1900 m, hierba rupícola, flores color lila, 26.VIII.1986, *R. Torres* y *L. Cortés 8685* (IEB,MEXU); Depto. de Ixtlán, 22 km al W de La Esperanza, carr. Tuxtepec-Oaxaca, mpio. Comaltepec, bosque mesófilo, alt. 1900 m, 9.IV.1987, *R. Torres C., A. García* y *L. Cortés 9537* (MEXU).

Esta especie ha sido señalada con frecuencia como epífita por los colectores, aunque crece también sobre rocas y taludes en lugares muy húmedos y asociada con colonias de musgos; se ha encontrado entre 1900 y 2300 m de altitud, en el límite superior del bosque mesófilo de montaña de *Engelhardtia mexicana* Standley y *Quercus* spp.

Florece de mayo a septiembre, cuando presenta la "roseta de verano".

Hasta ahora sólo se conoce de la vertiente septentrional de la Sierra de Juárez en el estado de Oaxaca, sin embargo se podría esperar su presencia en los estados vecinos, tomando en cuenta que el bosque de *Engelhardtia mexicana* también se conoce de Veracruz y posiblemente existe en Chiapas (Rzedowski y Palacios-Chávez, 1977).

Es notable la tendencia de la especie a adoptar el hábitat epifítico, ya que este comportamiento sólo se conocía con anterioridad para el género en el caso de *P. lignicola* Barnh. de Cuba y *P. casabitoana* Jiménez de Santo Domingo (Casper, 1987), especies no directamente emparentadas con *P. hemiepiphytica*.

Por consiguiente, la tendencia hacia el epifitismo en *P. hemiepiphytica* parece ser el resultado de convergencia evolutiva dentro del género; este es un fenómeno poco estudiado hasta ahora, pero su aparición en regiones con clima tropical o subtropical sugieren la incursión hacia nuevos hábitats de un género típicamente terrestre.

Pinguicula hemiepiphytica se ubica en el subgénero *Pinguicula* (Casper, 1962), dentro del cual muestra afinidad con las especies de la sección *Orcheosanthus* A. DC.,

pero formalmente queda excluida de ahí por el tubo de la corola largamente infundibuliforme, ya que según la diagnosis de esta sección el tubo es cortísimo, ampliamente infundibuliforme y notoriamente más corto que los lóbulos de la corola y el espolón. Tal hecho coloca a *P. hemiepiphytica* en la misma situación de *P. crassifolia* Zamudio (Zamudio, 1988). La ubicación definitiva de estas especies dentro del subgénero será discutida con mayor amplitud más adelante.

Además de sus relaciones con *P. crassifolia* por la forma y longitud del tubo de la corola, *P. hemiepiphytica* se parece mucho a *P. moranensis*, con la que ha sido confundida por muchos años. Los individuos pertenecientes a estas dos especies se pueden diferenciar con facilidad por su apariencia general en fresco; por desgracia, no sucede lo mismo después de haberse secado, por lo que resulta difícil su identificación en ejemplares de herbario, sobre todo cuando están mal prensados.

Las diferencias más notorias que podemos señalar entre este grupo de especies se resumen en el Cuadro 1.

Cuadro 1. Expresa las diferencias que existen en algunas estructuras y el comportamiento fenológico y ecológico entre *Pinguicula moranensis, P. crassifolia, P. hemiepiphytica* y *P. utricularioides*.

	P. moranensis	*P. crassifolia*	*P. hemiepiphytica*	*P. utricularioides*
Largo de la flor	30-64 mm	25-30 mm	35-80 mm	27-37 mm
Tubo de la corola:				
Largo	3-6 mm	8-15 mm	10-26 mm	17-23 mm
Forma	cortamente infundibuliforme	largamente infundibuliforme	largamente infundibuliforme	largamente infundibuliforme
Largo del espolón	14-44 mm	8-25 mm	12-30 mm	5-8 mm
Floración	enero-diciembre	marzo-junio	mayo-septiembre	marzo-?
Roseta presente en la floración	de verano	de invierno	de verano	de invierno
Hábito	terrestre	epipétrica	epífita o epipétrica	?
Amplitud altitudinal conocida	1150-2850 m	2850-3000 m	1900-2300 m	1800-2000 m

La segunda especie tratada en este trabajo sólo se ha colectado en la parte alta del Cerro Azul, ubicado al norte de Niltepec en el estado de Oaxaca; los especímenes muestran flores con rosetas de invierno y no se conoce la roseta de verano. Al parecer es una planta de distribución muy restringida con características morfológicas únicas que la separan con facilidad de las demás especies mexicanas.

Dada su importancia para el esclarecimiento de algunos problemas taxonómicos en el grupo al que pertenece, se ha decidido darla a conocer, aunque no se cuenta con toda la información que sería deseable para una descripción completa.

Pinguicula utricularioides Zamudio & Rzedowski sp. nov. (Fig. 2).

Herba perennis. Folia radicalia dimorpha; interiora (probabiliter "hiemalia") 14-23, spathulata, 5-20 mm longa, 1-2.5 mm lata; exteriora ("aestivalia"?) longe petiolata, laminae induplicatae, sacciformes, 2-4 mm diametro, petioli lineares, 10-25 mm longi. Pedunculi erecti, villosi. Flores 27-37 mm longi (calcare incluso); calyx bilabiatus, labium superum trilobatum, lobis oblongis, 2-3 mm longis, 1-2 mm latis, labium inferum indivisum, oblongum, 2-3.5 mm longum, 2-2.5 mm latum, apice truncatum vel emarginatum; corolla bilabiata, rubra (rubro-scarlatina fide MacDougall), labium superum bilobatum, lobis obovato-cuneatis, apice emarginatis, 4.5-10 mm longis, 4-7 mm latis; labium inferum quam supero majus, trilobatum, lobis obovatis usque ad ellipticis, 8-11 mm longis, 5-10 mm latis, tubus infundibuliformis, 17-23 mm longus, 5-10 mm latus, intus dense pubescens, pilis subulatis, multicellularibus, retrorsis, palatum nullum; calcar subulatum, brevissimum, 5-8 mm longum. Ovarium subglobosum. Capsula ignota. Semina ignota.

Hierba perenne, de hasta 11 cm de altura (incluyendo la inflorescencia). Hojas basales dimórficas, las interiores, (probablemente "de invierno") 14 a 23, espatuladas, de 5 a 20 mm de largo, por 1 a 2.5 mm de ancho, vilosas en el haz, con pelos glandulares multicelulares; las hojas exteriores escasas, 1 a 4 , (estas posiblemente correspondan a las hojas de la roseta de "verano"), largamente pecioladas, lámina induplicada, formando una especie de saco subgloboso, de 2 a 4 mm de diámetro, peciolo linear, de 10 a 25 mm de largo, glandular-viloso. Pedúnculo linear, de 5 a 9 cm de largo, por 1 mm de ancho, viloso. Flores de 27 a 37 mm de largo (incluyendo el espolón). Cáliz bilabiado, glandular -viloso, el labio superior dividido hasta 3/4 partes de su longitud en tres lóbulos oblongos, de 2 a 3 mm de largo por 1 a 2 mm de ancho; labio inferior no dividido, oblongo, de 2 a 3.5 mm de largo, por 2 a 2.5 mm de ancho, ápice truncado o emarginado. Corola bilabiada, roja (rojo escarlata según MacDougall), labio superior dividido en dos lóbulos, obovado-cuneados, de 4.5 a 10 mm de largo, por 4 a 7 mm de ancho, ápice emarginado; labio inferior más grande que el superior, dividido en tres lóbulos obovados a elípticos, de 8 a 11 mm de largo, por 5 a 10 mm de ancho; tubo largamente infundibuliforme, de 17 a 23 mm de largo, por 5 a 10 mm de ancho, glabrescente en la parte externa, con abundantes pelos glandulares multicelulares, subulados y retrorsos en la garganta; paladar no desarrollado; espolón corto, subulado, de 5 a 8 mm de largo, glandular-viloso por fuera, con pelos glandulares subulados y retrorsos por dentro. Estambres dos, ligeramente geniculados, de 2.2 a 2.8 mm de largo, por 0.3 a 0.5 mm de ancho, anteras glabras. Ovario subgloboso, glandular-pubescente, lóbulo inferior del estigma agrandado, hemicircular, fimbriado, de ±2 mm de alto por 2.5 a 2.8 mm de ancho, papiloso en la cara interna, viloso en la cara externa. Fruto desconocido. Semilla desconocida.

TIPO: México, Oaxaca, Cerro Azul al norte de Niltepec, alt. 6000-7000 ft., 7-III-1956, *T. MacDougall s.n.* (HOLOTIPO: MEXU, ISOTIPO: IEB).

Esta especie hasta ahora sólo se conoce de la colecta de MacDougall, los datos de campo son escuetos y no se describe con precisión el hábitat que ocupa.

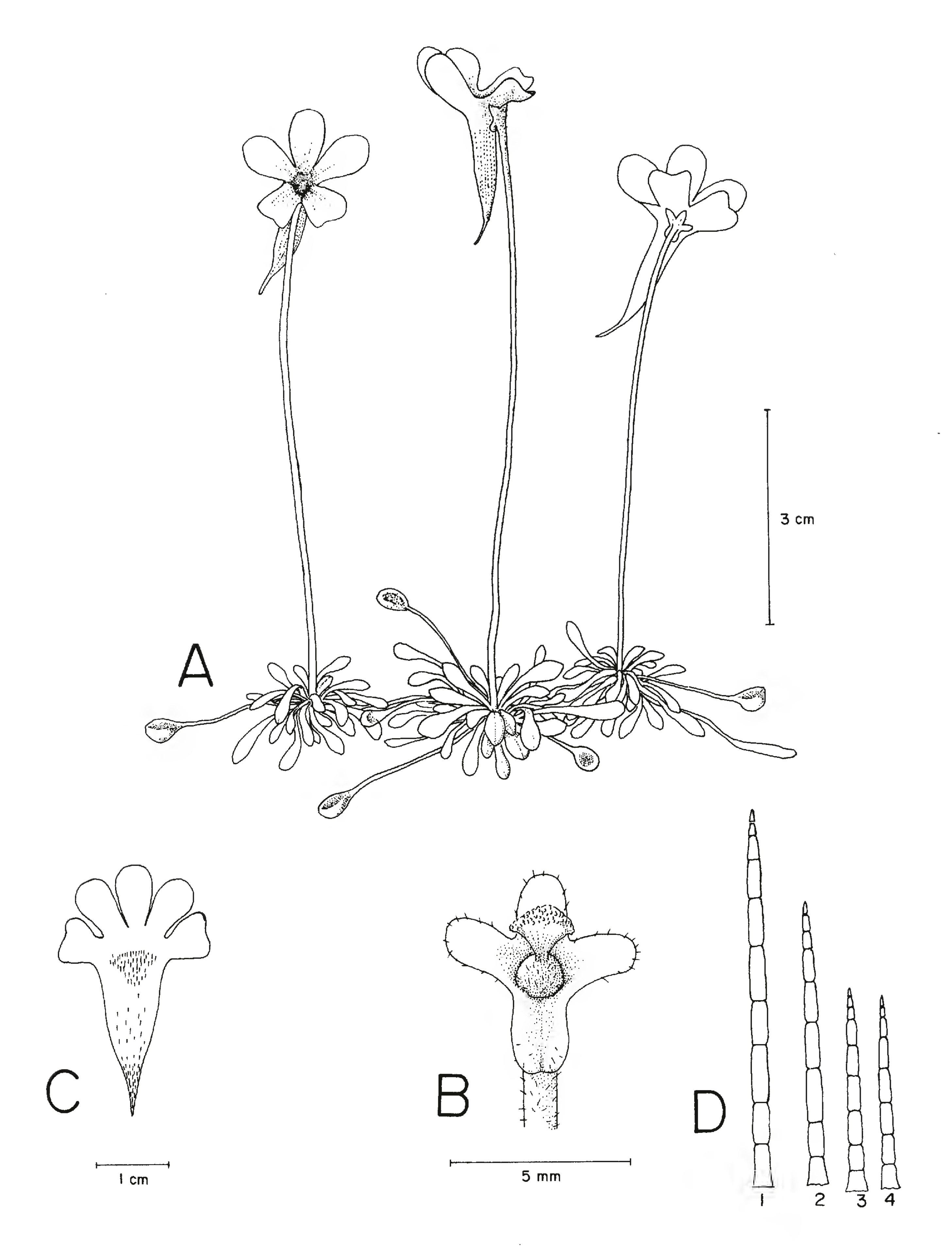


Fig. 2. ***Pinguicula utricularioides.*** **A. Hábito, planta con roseta de "invierno" y hojas largamente pecioladas con lámina en forma de saco (probablemente de "verano"); B. Cáliz mostrando el ovario; C. Corola abierta mostrando los pelos de la garganta, tubo y espolón; D. Pelos del interior de la corola: 1 y 2 de la garganta y tubo de la corola, 3 y 4 del espolón. Dibujo de Rodrigo Tavera.**

P. utricularioides por sus características adaptativas se distingue de todas las especies del género, destacando entre ellas la fuerte modificación de la lámina en las hojas externas (que no sabemos con certeza si corresponden a las hojas de la roseta de "verano"), en las que el margen de la hoja se enrolla hacia adentro hasta formar una cavidad subglobosa, que aparentemente funciona como una trampa para pequeños insectos y otros invertebrados. Si tal función se confirma, la mencionada modificación adaptativa podría significar una relación estrecha con el género *Utricularia*.

Tal estructura, no conocida con anterioridad para el género *Pinguicula*, resulta sumamente novedosa y en este momento no podemos valorar su significado evolutivo, ya que no se han visto especímenes vivos. Estudiar su función específica y aclarar si realmente corresponden a las hojas de la roseta de "verano" son problemas que quedan por resolver en el futuro.

Resalta también el hecho de que el labio inferior del cáliz no está dividido y sólo en algunos casos el ápice se aprecia ligeramente emarginado, por lo que el cáliz se observa en su conjunto con sólo cuatro lóbulos. Esta característica se conocía con anterioridad en *Pinguicula lignicola* y *P. cladophila* Ernst, distribuidas en las Antillas, así como en *P. crystallina* Sibth. ex Sibth. & Smith y *P. hirtiflora* Tenore del sur de Europa, todas ellas pertenecientes al subgénero *Isoloba*, *sensu* Casper (1966).

El tubo de la corola largamente infundibuliforme, con un espolón cortísimo, casi vestigial, relaciona a *P. utricularioides* con *P. crassifolia* y *P. hemiepiphytica*, las que en conjunto forman un grupo particular dentro del subgénero *Pinguicula* que por sus características florales no se puede ubicar satisfactoriamente en las secciones descritas hasta ahora.

Las especies en cuestión presentan el tubo de la corola largamente infundibuliforme pero variable en longitud y en su relación con los lóbulos y el espolón. En *P. crassifolia* el tubo es largo, pero no supera la longitud de los lóbulos y el espolón; en *P. hemiepiphytica* el tubo es subigual o mayor que los lóbulos de la corola y el espolón y en *P. utricularioides* el tubo es notoriamente más largo que los lóbulos de la corola y el espolón. Otras diferencias entre los mencionados taxa se aprecian en el Cuadro 1.

La afinidad más cercana de este conjunto de especies se encuentra con la sección *Orcheosanthus* y en menor grado con la sección *Pinguicula*. De la primera se distinguen por los lóbulos de la corola en ocasiones emarginados, el tubo largamente infundibuliforme, subigual o mayor que los lóbulos y el espolón; de la sección *Pinguicula* se separan por las hojas dimórficas, la ausencia de hibernáculos, la corola grande, con algunos lóbulos emarginados, el tubo de la corola largamente infundibuliforme y el espolón incurvado.

La existencia de este grupo de especies con el tubo de la corola excepcionalmente largo plantea la necesidad de proponer una nueva sección así como dos subsecciones dentro del subgénero *Pinguicula* para darles cabida, como se hace a continuación.

Sect. **Longitubus** Zamudio & Rzedowski sect. nov.

Folia biformia hibernaculis nullis, corolla ringens, magna, profunde bilabiata, labio infero quam supero majore lobis subaequalibus integerrimis vel emarginatis; tubus longe infundibuliformis; calcar incurvatum tubum subaequans vel minor.

Hojas dimorfas, hibernáculo ausente, corola grande, profundamente bilabiada, roja o rojo-violácea, labio inferior más grande que el superior, sus lóbulos subiguales, enteros o emarginados, tubo largamente infundibuliforme, espolón incurvado, subigual o más corto que el tubo.

Tipo: *Pinguicula crassifolia* Zamudio.

Subsect. **Infundibulares** Zamudio & Rzedowski subsect. nov.

Folia "hiemis" crassa lanceolata, oblongo-spathulata usque ad anguste obtrullata, non in acumen attenuata; folia "aestatis" elliptica, ovata vel suborbiculata, solum plus minusve adpressa.

Hojas de "invierno" carnosas, lanceoladas, oblongo-espatuladas a obtruladas en contorno, no acuminadas; hojas de "verano" elípticas, ovadas o suborbiculadas, más o menos adpresas al suelo.

Tipo: *Pinguicula crassifolia* Zamudio.

Otra especie contenida en esta subsección es *P. hemiepiphytica* Zamudio & Rzedowski, descrita en este mismo trabajo.

Subsect. **Utricularioposis** Zamudio & Rzedowski subsect. nov.

Folia interiora spathulata, ciliolata, non in acumen attenuata, folia exteriora longe petiolata, lamina induplicata sacciformis.

Hojas interiores espatuladas, cilioladas, no acuminadas; hojas exteriores largamente pecioladas, lámina induplicada, en forma de saco.

Tipo: *Pinguicula utricularioides* Zamudio & Rzedowski.

AGRADECIMIENTOS

Se agradece a los encargados de los herbarios ENCB, INIF y MEXU por el préstamo de ejemplares botánicos.

LITERATURA CITADA

Casper, S. J. 1962. Revision der Gattung *Pinguicula* in Eurasien. Repert. Spec. Nov. 66 (1/2): 1-148.

Casper, S. J. 1966. Monographie der Gattung *Pinguicula* L. Bibliotheca Botanica 31(127/128): 1-209.

Casper, S. J. 1987. On *Pinguicula lignicola*, an epiphytic heterophyllic member of the Lentibulariaceae in Cuba. Pl. Syst. Evol. 155: 349-354.

Rzedowski, J. y R. Palacios-Chávez. 1977. El bosque de *Engelhardtia (Oreomunnea) mexicana* en la región de la Chinantla (Oaxaca, México). Una reliquia del Cenozoico. Bol. Soc. Bot. Méx. 36: 93-123.

Zamudio, S. 1988. Dos nuevas especies de *Pinguicula* (Lentibulariaceae) del centro y norte de México. Acta Bot. Mex. 3: 21-28.

NOTA: Cuando esta publicación estaba a punto de salir a la luz, llegó a nuestras manos el siguiente artículo: Speta, F. & F. Fuchs. 1989. Drei neue *Pinguicula*-Arten der Sektion *Orcheosanthus* DC. aus Mexico. Phyton (Austria) 29(1): 93-103, en donde se describe, entre otras, *Pinguicula laueana* Speta & Fuchs, a partir de material colectado en la Sierra Mixe, Oaxaca por A. Lau (No. 009), y cultivado en el Jardín Botánico de Linz.

Es posible que *P. laueana* y *P. hemiepiphytica* sean conespecíficas, pero la descripción de la primera no es suficientemente detallada y faltan datos precisos de localidad y habitat para poder tomar una decisión definitiva. Sería recomendable comparar material vivo de ambas entidades para aclarar satisfactoriamente esta duda.

Acta Botánica Mexicana (1991), 14:33-57

ESTUDIO FLORISTICO DE LA REGION DE HUEHUETOCA, ESTADO DE MEXICO

Silvia Romero Rangel y E. Carlos Rojas Zenteno

Herbario de la Escuela Nacional de Estudios
Profesionales Iztacala
Universidad Nacional Autónoma de México
Apartado postal 314
54090 Tlalnepantla, Edo. de México, México

RESUMEN

La flora vascular de la región de Huehuetoca está formada por 579 especies de 83 familias y 327 géneros. El área en cuestión, de aproximadamente 100 km², está localizada sobre el Eje Neovolcánico, en el límite noroeste del Valle de México (Estados de Hidalgo y México), y caracterizada por la presencia de pastizal, matorral xerófilo y matorral de *Quercus* sobre una planicie lacustre (2250 m) y con elevaciones hasta de 2650 m. Tres especies resultaron ser nuevas para la ciencia *(Asclepias nummularioides, A. rzedowskii, Baccharis erosoricola)* y 19 son nuevos registros para el Valle de México.

ABSTRACT

The pteridophyte and angiosperm flora of the Huehuetoca region, small (ca. 100 km²) area located on the Neovolcanic Belt in the northwest corner of the Valley of Mexico (states of Hidalgo and Mexico) and characterized by grassland, xerophytic scrub and oakscrub on a lacustrine plain (2250 m) interspersed with mountains (to 2650 m), is comprised of 579 species, in 83 families and 327 genera. Three of these species proved to be new to science *(Asclepias nummularioides, A. rzedowskii, Baccharis erosoricola)* and 19 species represent first record for the Valley of Mexico.

El área que circunda a la población de Huehuetoca resulta interesante desde el punto de vista de su flora, en virtud de su localización, diversidad de ambientes y de las modificaciones que le ha hecho el hombre.

Las colectas hasta antes del inicio de este trabajo sólo se realizaron esporádicamente. F. Hernández en el período de 1570 a 1577 exploró diversas regiones del Valle de México, siendo Huehuetoca una de ellas. La misma localidad fue visitada por A. Humboldt y A. Bonpland, quienes muestrearon la flora de muchos sitios del país en los años 1803 y 1804, depositando el juego de ejemplares más completo en el Museo de París. Durante el lapso de 1952 a 1957, E. Matuda colectó principalmente en el Estado de México, recorriendo entre otros los alrededores de Zumpango, Tequisquiac y Huehuetoca.

El objetivo de este trabajo es la elaboración de la lista de plantas vasculares de la región de Huehuetoca, incluyendo algunos datos ecológicos generales.

CARACTERIZACION DE LA ZONA DE ESTUDIO

Localización y delimitación. La zona de estudio se encuentra en la parte noroeste del Valle de México (Fig. 1), entre los paralelos 19°54'40" y 19°47'40" latitud norte y los meridianos 99°06'40" y 99°18'05" longitud oeste y comprende porciones de los municipios de Huehuetoca, Zumpango, Tequisquiac y Apaxco del Estado de México y Tepeji del Río del Estado de Hidalgo (Fig. 2). Por el norte y el oeste se encuentra delimitada hidrográficamente, correspondiendo a un segmento del borde noroeste del Valle de México; por el este llega hasta la carretera Zumpango-Apaxco, del kilómetro 18 al 24; el extremo sur lo definen las carreteras: Zumpango-San Juan Zitlaltepec, San Juan Zitlaltepec-Huehuetoca, Huehuetoca-Jorobas y la autopista México-Querétaro.

Fisiografía. La superficie estudiada es de aproximadamente 100 km² y está conformada por una planicie lacustre a una altitud de 2250 m s.n.m., actualmente seccionada por el Tajo de Nochistongo, así como por las siguientes montañas de origen volcánico: al este, la Sierra de Xalpa que comprende a los cerros de Xalpa de 2650 m de altitud, Palomas de 2250 m, El Chato, Encino, Colima y Xochitepec de 2500 m, y otros de menor altura. Entre estas elevaciones se forman cañadas de diferente magnitud; al norte se ubican los cerros La Manga con 2400 m, que en su parte noreste presenta un talud, y la mesa La Ahumada de 2550 m, cuya cima es una planicie de extensión considerable. Al oeste se encuentra el cerro Sincoque con 2550 m en su parte más alta, que forma un pico de pendiente pronunciada que resalta en el paisaje y una mesa más baja al norte.

Suelo. En cuanto a trabajos edafológicos se refiere, sólo existe el realizado por Adams (1951), que comprende exclusivamente al municipio de Huehuetoca. Este autor distingue 3 tipos de suelos: los sierozems localizados en el sur del municipio, los chestnut al norte y los chernozems situados en las laderas de los cerros. En muchas partes de la región, sobre todo en la base de la ladera sur del cerro Sincoque y en la base del cerro La Manga del lado sureste, los suelos están sometidos a un intenso proceso de erosión, como lo demuestra la abundancia de afloramientos de caliche.

Hidrología. La región es atravesada por el río Cuautitlán que desemboca en el río Tula a través del Tajo de Nochistongo, cauce artificial excavado en el siglo XVII para evitar grandes inundaciones en la Ciudad de México. Actualmente transporta también aguas negras.

Clima. De acuerdo con los datos de las estaciones meteorológicas de Gran Canal km 47 (19°48' latitud norte y 99°06' longitud oeste), Santo Tomás (19°46' latitud norte y 99°11' longitud oeste), Presa Taxhimay (19°51' latitud norte y 99°23' longitud oeste) y Huehuetoca (19°50' latitud norte y 99°12' longitud oeste), el clima que prevalece en la región es del subtipo $C(w_0)(w)$, que corresponde al templado con lluvias en verano y con un porcentaje de lluvia invernal menor de 5% de la anual (García, 1981). La temperatura media anual se encuentra entre 15.2 y 16.2°C, la del mes más caliente va de 17.5 a 18.2°C, la del más frío de 11.0 a 13.3°C y la oscilación térmica anual varía entre 4.9 y 6.8°C. El promedio anual de precipitación está entre los 605 y 790 mm, la proporción de lluvia invernal es de 3% y el cociente P/T es de 42.2 a 48.8

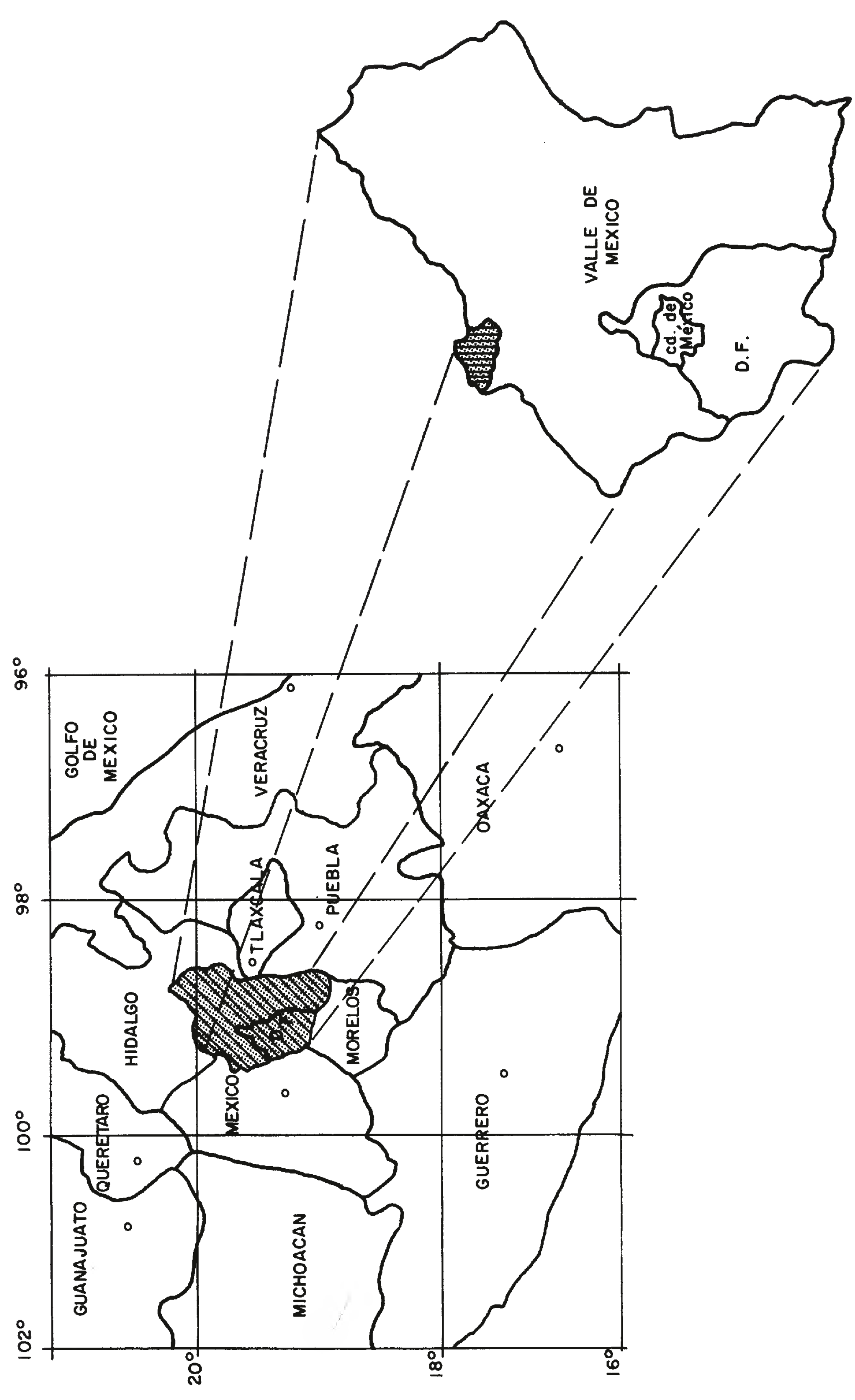


Fig. 1. Ubicación de la región de Huehuetoca en el Valle de México.

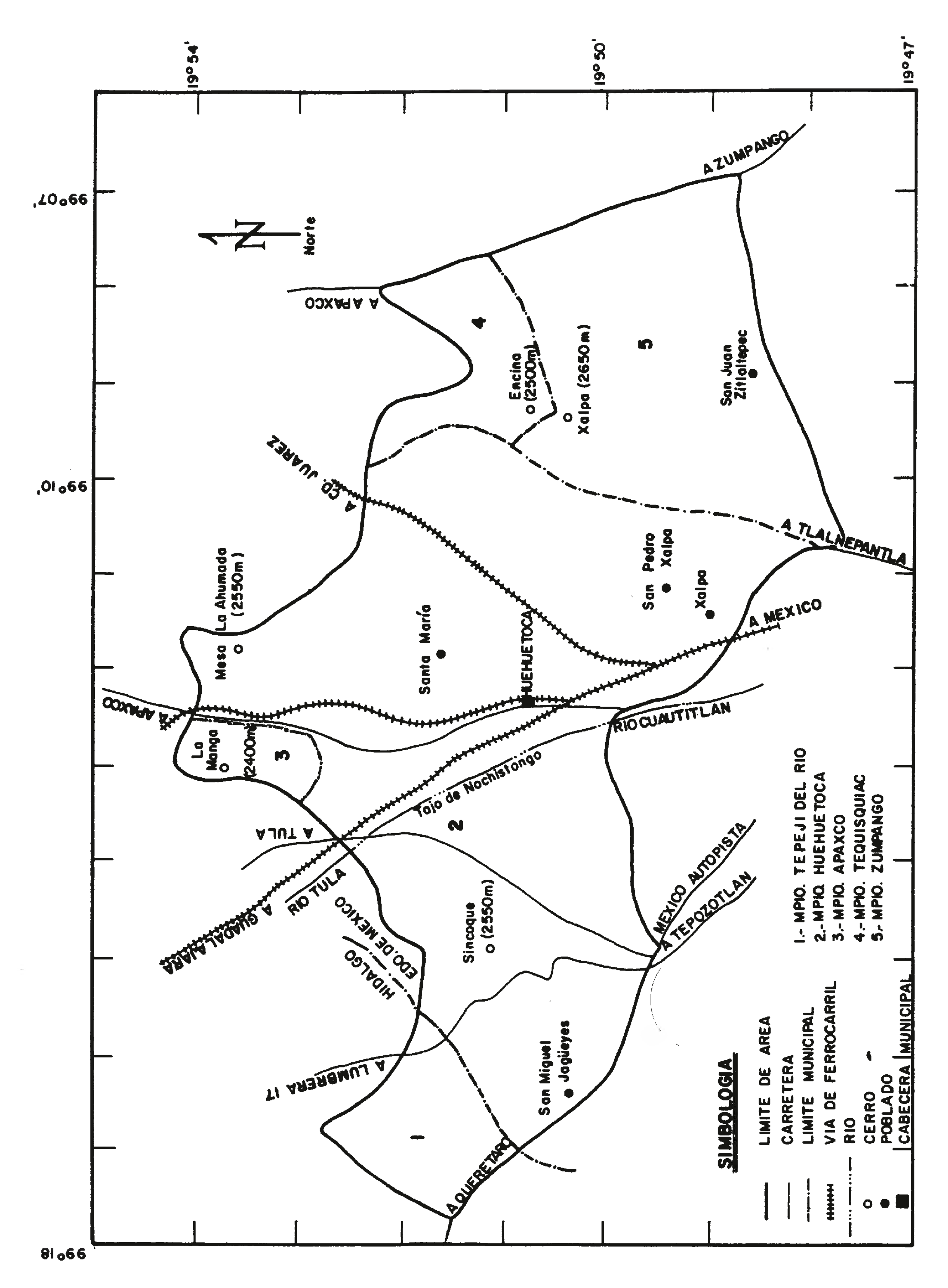


Fig. 2. Porciones de los municipios que comprende la región de Huehuetoca y sus principales elevaciones.

Vegetación. Se distinguen tres tipos principales de vegetación: matorral xerófilo, matorral de *Quercus* y pastizal, aunque hay que considerar también las comunidades de pastizal con matorral, ruderales, de cultivos, de zonas erosionadas y de pequeños depósitos de agua.

Matorral xerófilo. Se encuentra en todas las laderas de los cerros y lo conforma una comunidad arbustiva con elementos arbóreos de *Schinus molle*. Se pueden distinguir dos tipos de matorral: el dominado por *Opuntia lindheimeri, Acacia schaffneri* y *Mimosa biuncifera*, se trata de una comunidad espinosa abierta de 1 a 3 m de alto, en comparación con el dominado por *Eysenhardtia polystachya* que es una comunidad más densa, menos espinosa y de mayor altura (3 a 4 m): entre sus componentes se encuentra *Mimosa biuncifera* y *Montanoa tomentosa.*

Matorral de *Quercus*. Es una formación arbustiva baja, de 40 a 80 cm de alto, en que domina *Quercus frutex*; se encuentra en pequeños manchones en las partes elevadas del cerro Sincoque, formando una cubierta densa que dificulta la existencia de otras especies. Parece ser que se trata de una comunidad inducida y mantenida por el fuego en sitios en que con anterioridad prosperaban el bosque de *Pinus* o *Quercus* (Rzedowski, 1978).

Pastizal. Se presenta en grandes extensiones de planicies, laderas y cimas de cerros. Por el área que ocupa la variante más importante de este tipo de vegetación es la de *Hilaria cenchroides*, que va acompañada por *Bouteloua radicosa, B. hirsuta, Stevia serrata* como los elementos más frecuentes. Entre las especies que se encuentran con mayor abundancia en otros pastizales están: *Andropogon barbinodis, Cynodon dactylon, Chloris submutica, Muhlenbergia tenuifolia, M. rigida, Setaria geniculata, S. grisebachii* y *Stipa eminens*. El sobrepastoreo y los fuegos provocados han favorecido la existencia de pastizales inducidos. Por otro lado, el establecimiento de arbustos propios del matorral xerófilo ha propiciado la formación de grandes áreas de pastizales con matorral.

Las especies propias de ambientes ruderales, áreas de cultivo, erosionadas y pequeños depósitos de agua constituyen comunidades que en la zona ocupan una superficie importante debido a las actividades del hombre.

METODOLOGIA

Se colectaron 1891 números de plantas durante 60 recorridos realizados del 19 de julio de 1980 al 29 de marzo de 1982. Además se revisaron las colectas de R. Cruz, J. Rzedowski y colaboradores. Los ejemplares se encuentran depositados en los herbarios IZTA y ENCB.

RESULTADOS Y DISCUSION

En el presente trabajo se registraron 579 especies; las angiospermas están representadas por 79 familias, 315 géneros y 558 especies y las pteridofitas por 4 familias, 12 géneros y 21 especies. En la lista 1 se enumeran todas las especies, indicando los tipos de vegetación en que se encontraron y la abundancia de cada una de ellas.

Comparación con otras floras. Para evaluar la riqueza florística de la región de Huehuetoca se le comparó con otras floras del Valle de México (Cuadro 1).

Cuadro 1. Comparación de la riqueza florística de la región de Huehuetoca con algunas floras del Valle de México.

	EXTENSION (km²)	ALTITUD (m s.n.m.)	TAXA		
			Familias	Géneros	Especies
AREA DE ESTUDIO	98	2400 a 2650	83	327	579
VERTIENTE SUR DE LA SIERRA DE PACHUCA (Medina, 1980)	160	2400 a 3050	81	354	800
PEDREGAL DE SAN ANGEL (Rzedowski, 1954)	80	2250 a 3100	80	297	663
SIERRA DE GUADALUPE (Bopp, 1956)	150	2250 a 2755	68	251	420
CERRO GORDO Y ZONAS ALEDAÑAS . (Castilla y Tejero, 1983)	288	2250 a 3050	79	308	586
SIERRA DE LOS PITOS (Benítez, 1984)	225	2400 a 2900	69	242	421
SIERRA DE MONTE ALTO, PARTE SUPERIOR (Osorio, 1984)	225	2650 a 3700	83	281	567
SIERRA DE MONTE ALTO, PARTE INFERIOR (Bracho, 1985)	146	2400 a 2650	81	271	437
SIERRA DE TEZONTLALPAN, VERTIENTE ORIENTE (Equihua, 1983)	216	2350 a 2700	72	241	398

De acuerdo con esta comparación, la región de Huehuetoca, aunque no en la misma magnitud que la del Pedregal de San Angel y la de la vertiente sur de la Sierra de Pachuca, se puede considerar como una de las más ricas y diversificadas del Valle de México, a pesar de que ocupa una de las áreas más pequeñas de las aquí comparadas.

Familias importantes. Las familias mejor representadas en cuanto al número de géneros y especies son las siguientes:

	Familias	Géneros	%	Especies	%
1.	Compositae	55	16.82	104	17.96
2.	Gramineae	39	11.92	68	11.74
3.	Leguminosae	28	8.56	56	9.67
4.	Cruciferae	9	2.75	12	2.07
5.	Malvaceae	9	2.75	11	1.90
6.	Solanaceae	8	2.44	18	3.11
7.	Caryophyllaceae	7	2.14	11	1.90
8.	Scrophulariaceae	7	2.14	10	1.73
9.	Cactaceae	6	1.83	12	2.07
10.	Euphorbiaceae	5	1.52	16	2.76

Estas 10 familias en conjunto comprenden 52.87% del total de los géneros y 54.91% del total de las especies de la región de Huehuetoca.

Nuevas especies y nuevos registros. Existen en la región de Huehuetoca especies que son interesantes tanto desde el punto de vista fitogeográfico como florístico pues han constituído nuevos registros para el Valle de México, y algunas resultaron ser nuevas para la ciencia. A estas últimas corresponden: *Asclepias nummularioides, A. rzedowskii* y *Baccharis erosoricola*, las que están ya incluidas en el volumen II de la Flora Fanerogámica del Valle de México (Rzedowski y Rzedowski, 1985). Las siguientes especies constituyeron nuevos registros para el Valle de México: *Acourtia thyrsoidea, Ambrosia confertiflora, Antiphytum parryi, Asclepias oenotheroides, Bouteloua triaena, Bouvardia multiflora, Cracca* sp., *Dyssodia pentachaeta* var. *puberula, Heliopsis annua, Heliotropium pringlei, Heteropogon contortus, Hyptis mutabilis, Panicum hallii, Polygala* sp., *Simsia foetida, Solanum dejectum, S. pedunculare, Sorghastrum nutans,* y por último *Stylosanthes humilis.*

Es importante señalar la existencia del género *Condalia* en la región de Huehuetoca, el cual es característico de las zonas áridas del norte del país y se creía que no existía en el Valle de México (Rzedowski, 1979), pero fue colectado en años recientes.

Probablemente son varios factores los que han determinado la existencia de tantas novedades florísticas en la región de Huehuetoca.

1. Su localización en el límite noroeste del Valle de México, que en partes es relativamente bajo, lo que ha favorecido la entrada de organismos, que al encontrar medios adecuados se establecen.

2. La existencia de afloramientos de caliche en suelos con intensa erosión, que reunen los requerimientos necesarios para el establecimiento de plantas con afinidad hacia suelos derivados de calizas.

3. La presencia de vías de comunicación como son: carreteras, ferrocarriles y caminos que facilitan la entrada de nuevas plantas a la región.

4. Y la escasa exploración de la zona hasta antes del inicio de este trabajo.

Relaciones fitogeográficas. La flora de la región de Huehuetoca muestra relaciones geográficas con las montañas de México y Centroamérica, además de tener elementos comunes con la altiplanicie árida (Rzedowski, 1979) como lo demuestran los géneros: *Geranium* y *Lamourouxia* para el primer caso y *Adolphia, Gymnosperma* y *Menodora* para el segundo. A nivel más amplio, en las relaciones florísticas de la región participan varios elementos como el boreal con los géneros *Alnus, Quercus, Amelanchier, Calochortus*; los de afinidad neotropical: *Stevia, Tillandsia, Cestrum, Prosopis, Schkuhria* y por último los géneros de distribución restringida a México como *Echinofossulocactus* y *Eysenhardtia.*

Lista 1. Plantas vasculares de la región de Huehuetoca.

		HABITAT	ABUNDANCIA
	PTERIDOFITAS		
	MARSILEACEAE	HABITAT	ABUNDANCIA
	Marsilea mexicana A. Brown	H	4
	OPHIOGLOSSACEAE		
	Ophioglossum engelmannii Prantl	AC	1
(3)	*O. petiolatum* Hooker	A	¿?
	POLYPODIACEAE		
	Adiantum andicola Liebm.	A	1
	Asplenium monanthes L.	B	1
(5)	*Bommeria pedata* (Sw.) Fourn.	A	¿?
	Cheilanthes bonariensis (Willd.) Proctor	ABC	3
	Ch. cucullans Fée	A	1
	Ch. kaulfussii Kze.	C	2
	Ch. myriophylla Desv.	ABC	2
	Ch. sinuata (Lagasca ex Sw.) Domin	CE	2
	Dryopteris cinnamomea (Cav.) C. Chr.	B	1
	Pellaea allosuroides (Mett.) Hieron.	ABC	3
	P. sagittata var. *cordata* (Cav.) A.F. Tryon	B	2
	P. temifolia (Cav.) Link var. *ternifolia*	C	1
	Polypodium thyssanolepis A. Brown	AC	3
(6)	*P. plebejum* Schl. & Cham.	A	3
(4)	*P. subpetiolatum* Hook. in Benth.	A	2
	Woodsia mollis (Kaulf.) J. Smith	AC	3
	SELAGINELLACEAE		
	Selaginella pallescens (Presl) Spring.	BC	3
	S. peruviana (Milde) Hieron.	B	3

ANGIOSPERMAS

ACANTHACEAE	HABITAT	ABUNDANCIA
Dicliptera peduncularis Nees	BC	1
Justicia furcata Jacq.	BCDE	3
Pseuderanthemum praecox (Benth.) Leonard	ABC	2
Ruellia bourgaei Hemsl.	B	2
R. lactea Cav.	BCD	1
R. speciosa (Nees) Lindau	ABC	2
Stenandrium dulce (Cav.) Nees	B	1
ALISMATACEAE		
Sagittaria macrophylla Zucc.	H	1
AMARANTHACEAE		
Alternanthera repens (L.) Kuntze	DE	3
Amaranthus hybridus L.	BCDF	3
Gomphrena decumbens Jacq.	ABCDEF	3
G. pringlei Coult. & Fischer	E	2
Guilleminea densa (Willd.) Moq.	BC	3
Iresine grandis Standl.	AB	2
I. heterophylla Standl.	AC	2
AMARYLLIDACEAE		
Agave sp.	AB	1
Hypoxis mexicana Schultes	A	2
Sprekelia formosissima Herb.	B	2
Zephyranthes carinata Herb.	C	3
Zephyranthes sp.	B	3
ANACARDIACEAE		
Rhus standleyi Barkley	B	2
Schinus molle L.	AB	3
ASCLEPIADACEAE		
Asclepias linaria Cav.	C	2
A. notha W.D. Stevens	D	1
A. nummularioides W.D. Stevens	E	1
(1) *A. oenotheroides* Cham. & Schl.	C	1
A. ovata Mart. & Gal.	ABCE	1
A. rzedowskii W.D.Stevens	E	1
Gonolobus prostratus R. Br.	B	1
Metastelma angustifolium Turcz.	CE	2
(1) *Pherotrichis balbisii* (Decne.) Gray	A	¿?
Sarcostemma elegans Decne.	ABC	2

	HABITAT	ABUNDANCIA
BEGONIACEAE		
Begonia gracilis HBK.	BC	2
BETULACEAE		
Alnus glabrata Fern.	EG	3
BIGNONIACEAE		
Tecoma stans (L.) HBK.	C	1
BORAGINACEAE		
(10) *Antiphytum parryi* Wats.	A	¿?
Heliotropium pringlei Robins.	E	1
Lithospermum strictum Lehm.	AD	1
BROMELIACEAE		
Tillandsia lepidosepala L.B. Smith	B	2
T. recurvata L.	C	2
BURSERACEAE		
Bursera fagaroides (HBK.) Engl. var. *fagaroides*	BC	3
CACTACEAE		
Coryphantha connivens Br. & Rose	A	1
Cylindropuntia imbricata (Haw.) Knuth	C	3
C. x *pallida* (Rose) Knuth	C	3
Echinofossulocactus crispatus (DC.) Lawr.	C	3
Ferocactus latispinus (Haw.) Br. & Rose	C	2
Mammillaria atrorubra Ehrenb.	B	2
M. magnimamma Haw.	E	1
Opuntia hyptiacantha x O. *streptacantha*	B	¿?
O. incarnadilla Griff.	B	¿?
O. lindheimeri Engelm. var. *lucens* (Griff.) Scheinv.	C	4
O. tomentosa SD.	C	3
CAMPANULACEAE		
Diastatea micrantha (HBK.) McVaugh	C	2
Lobelia fenestralis Cav.	A	2
L. gruina Cav.	C	1
CARYOPHYLLACEAE		
Arenaria lanuginosa (Michx.) Rohrb. in Mart.	BC	1
A. lycopodioides Willd. ex Schl.	BC	3
(1) *Cerdia congestiflora* Hemsl.	B	¿?

	HABITAT	ABUNDANCIA
Drymaria arenarioides Willd.	ABC	2
D. glandulosa Bartling	BCD	3
D. tenuis Wats.	BC	2
Minuartia moehringioides (Moc. & Sessé ex Ser.) Mattf.	C	1
Paronychia mexicana Hemsl.	C	2
Silene laciniata Cav.	A	2
Stellaria cuspidata Willd.	B	1
S. media (L.) Cyrillo	C	3
CHENOPODIACEAE		
Atriplex suberecta Verdoon	E	1
Chenopodium album L.	ABD	2
Ch. ambrosioides L.	E	2
Ch. graveolens Willd.	CE	2
Salsola kali var. *tenuifolia* Tausch	E	1
COMMELINACEAE		
Callisia insignis Clarke	B	3
Commelina coelestis Willd.	ABC	3
C. coelestis var. *bourgeaui* Clarke	C	1
C. dianthifolia DC.	C	1
C. diffusa Burm. f.	BCD	3
C. texcocana Matuda	E	1
Tinantia erecta (Jacq.) Schlecht.	BCD	3
Tradescantia crassifolia Cav.	BE	2
Tripogandra disgrega (Kunth) Woodson	ABCD	2
COMPOSITAE		
Acourtia platyphylla (Gray) Reveal & King	C	2
A. thyrsoidea (Gray) Reveal & King	C	3
Ageratum corymbosum Zucc. ex Pers.	ABC	3
Ambrosia canescens (Benth.) Gray	C	1
A. confertiflora DC.	E	4
A. psilostachya DC.	AE	3
Artemisia ludoviciana ssp. *mexicana* (Willd.) Keck	E	1
Aster arenosus (Haller) Blake	E	2
A. gymnocephalus (DC.) Gray	ACE	2
A. subulatus Michx.	CDE	2
Baccharis conferta HBK.	C	2
B. erosoricola Rzedowski	ACE	1
B. heterophylla HBK.	AC	3
B. pteronioides DC.	B	1
B. salicifolia (Ruiz & Pavón) Pers.	D	3
B. sordescens DC.	BC	3
Bidens aurea (Ait.) Sherff	CDE	1
B. bigelovii var. *angustiloba* (DC.) Ballard	BC	1
B. odorata Cav.	BCDE	1

		HABITAT	ABUNDANCIA
	Brickellia secundiflora (Lag.) Gray	C	3
	B. veronicifolia (HBK.) Gray	CE	3
	Calendula officinalis L.	D	1
	Chrysanthemum parthenium (L.) Bernh.	E	4
	Cirsium rhaphilepis (Hemsl.) Petrak	BC	2
	Conyza canadensis (L.) Cronq.	CDE	2
	C. coronopifolia HBK.	AD	3
	C. filaginoides (DC.) Hieron.	A	4
	Cosmos bipinnatus Cav.	ABD	3
	Dahlia coccinea Cav.	ABD	3
	D. merckii Lehm.	A	1
	Dyssodia papposa (Vent.) Hitchc.	CDE	2
	D. pentachaeta var. *puberula* (Rydb.) Strother	E	1
	D. pinnata (Cav.) Rob.	ACDEF	2
	D. tenuifolia (Cass.) Loes.	E	1
	Erigeron delphinifolius Willd.	AC	2
	E. karvinskianus DC.	E	1
	E. longipes DC.	ABCD	2
	E. pubescens HBK.	ABC	1
	Eupatorium brevipes DC.	AC	2
	E. espinosarum Gray	E	1
	E. petiolare Moc. ex DC.	ACE	2
	E. pulchellum HBK.	C	1
	E. pycnocephalum Less.	BC	3
	Euphrosyne partheniifolia DC.	E	2
	Flaveria trinervia (Spreng.) C. Mohr	D	1
	Florestina pedata (Cav.) Cass.	CD	2
	Galinsoga parviflora Cav.	BC	2
	Gnaphalium inornatum DC.	A	2
	G. luteo-album L.	D	1
	G. semiamplexicaule DC.	BCE	2
	Grindelia inuloides Willd.	A	1
	Gymnosperma glutinosum (Spreng.) Less.	A	2
	Haplopappus venetus (HBK.) Blake	ACE	2
	Helenium mexicanum HBK.	D	4
	Heliopsis annua Hemsl.	C	1
	Heterosperma pinnatum Cav.	BCE	2
	Hieracium sp.	B	2
	Kuhnia rosmarinifolia Vent.	ABE	1
	Lactuca serriola L.	D	2
	Melampodium longifolium Cerv.	CD	2
(7)	*M. perfoliatum* (Cav.) HBK.	G	2
	M. strigosum Stuessy	CD	2
	Montanoa tomentosa Cerv.	ABC	3
	Parthenium bipinnatifidum (Ort.) Rollins	D	1
	Pectis prostrata Cav.	BC	1
(1)	*P. schaffneri* Fern.	A	¿?
	Perymenium buphthalmoides DC.	A	1
	P. reticulatum Fay	C	1
	Picris echioides L.	C	1

		HABITAT	ABUNDANCIA
	Pinaropappus roseus (Less.) Less.	BC	3
	Piqueria trinervia Cav.	BD	3
	Porophyllum tagetoides (HBK.) DC.	BCDE	3
	Sanvitalia procumbens Lam.	BCDE	3
	Schkuhria pinnata (Lam.) Kuntze	C	2
	S. schkuhrioides (Link & Otto) Thellung	F	¿?
	Senecio salignus DC.	CDE	3
	Simsia amplexicaulis (Cav.) Pers.	CD	3
	S. foetida (Cav.) Blake	CD	3
	Sonchus oleraceus L.	ACDE	2
	Stevia elatior HBK.	C	1
	S. jorullensis HBK.	C	2
	S. micrantha Lag.	BCE	1
	S. nepetifolia HBK.	BC	2
	S. ovata Willd.	AC	3
	S. porphyrea McVaugh	AC	3
	S. salicifolia Cav. var. salicifolia	B	2
	S. serrata Cav.	ACDF	3
	S. tomentosa HBK.	ABC	3
	Tagetes lucida Cav.	ABC	3
	T. lunulata Ort.	ABC	2
	T. micrantha Cav.	C	1
	Taraxacum officinale Weber	CDE	2
	Tithonia tubiformis (Jacq.) Cass.	DF	2
	Tridax coronopifolia (HBK.) Hemsl.	ABCDG	2
(1)	*T. palmeri* Rose	A	¿?
	Viguiera buddleiiformis (DC.) Benth. & Hook.	ABC	2
	V. linearis (Cav.) Sch. Bip.	ACD	3
	V. trachyphylla Blake	B	1
	Wedelia hispida HBK.	AC	1
	Xanthium strumarium var. *canadense* (Miller) Torr. & Gray	E	1
	Zaluzania augusta (Lag.) Sch. Bip.	ABC	2
	Z. megacephala Sch. Bip.	C	2
	Zinnia peruviana (L.) L.	BCDG	2
	CONVOLVULACEAE		
	Convolvulus equitans Benth.	BD	2
	Cuscuta potosina Schaffner	C	1
(1)	*C. rugosiceps* Yuncker	A	¿?
	C. tinctoria Martius	C	1
	Dichondra argentea H. & B.	BCD	3
	Evolvulus alsinoides L.	C	2
	E. sericeus Sw.	A	1
	Ipomoea capillacea G. Don	CE	1
	I. decaspema Hall.	AC	2
	I. dumetorum Willd.	BC	2
	I. pubescens Lam.	C	1
	I. purpurea (L.) Roth	CDEF	3
	I. stans Cav.	CD	1

CRASSULACEAE	HABITAT	ABUNDANCIA
Echeveria mucronata (Bak.) Schl.	AC	1
Sedum calcaratum Rose	C	1
S. moranense HBK.	BCE	2
Tillaea connata Ruiz & Pavón	B	1
Villadia batesii (Hemsl.) Baehni & Macbr.	ABC	2
V. parviflora (Hemsl.) Rose	C	2
CRUCIFERAE		
Brassica campestris L.	DEF	2
B. nigra (L.) Koch	D	2
Capsella bursa-pastoris (L.) Medic.	DE	1
Coronopus didymus (L.) Smith	EG	1
Descurainia virletii (Fourn.) O.E. Schulz	E	1
Eruca sativa Mill.	CDE	2
Halimolobos berlandieri (Fourn.) Schulz	AC	1
Lepidium oblongum Small	D	1
L. sordidum Gray	B	2
L. virginicum L.	BCE	2
Rorippa pinnata (Moc. & Sessé) Rollins	DE	2
Sisymbrium irio L.	E	1
CUCURBITACEAE		
Cucurbita foetidissima HBK.	D	2
Cyclanthera ribiflora (Schlecht.) Cogn.	BCD	2
Echinopepon milleflorus Naud.	D	1
Sicyos deppei G. Don	D	3
S. laciniatus L.	C	1
S. parviflorus Willd.	D	2
CYPERACEAE		
Abildgaardia mexicana (Palla) Kral	AC	3
Bulbostylis juncoides (Vahl) Kük.	AE	2
Cyperus aristatus Rottb.	C	1
C. esculentus L.	AD	1
C. fendlerianus var. *debilis* (Britt.) Kük.	A	1
C. flavescens Willd. ex Kunth var. *piceus* (Liebm.) Fern.	C	2
C. hermaphroditus (Jacq.) Standl.	BC	2
C. huarmensis (HBK.) Johnst.	E	1
C. manimae HBK.	ACDE	3
C. aff. manimae HBK.	C	1
(8) *C. niger Ruiz* & Pavón	F	1
C. seslerioides HBK.	AD	2
C. spectabilis Link	ABC	2
Eleocharis densa Benth.	G	3
E. macrostachya Britton	C	3
E. montevidensis Kunth	DG	2
DIOSCOREACEAE		
Dioscorea galeottiana Kunth	BC	1

	EUPHORBIACEAE	HABITAT	ABUNDANCIA
	Acalypha indica var. *mexicana (Muell.* Arg.) Pax & Hoffmann	BC	1
(1)	*A. jerzedowskii* Calderón	D	¿?
	A. phleoides Cav.	CDE	2
	Euphorbia dentata Michx.	CDE	2
	E. indivisa (Engelm.) Tidestr.	CD	2
	E. lacera Boiss.	B	1
	E. macropus (Kl. & Garcke) Boiss.	CD	2
	E. nutans Lag.	AC	2
	E. potosina Fern.	BC	2
	E. prostrata Ait.	C	2
	E. radians Benth.	CD	2
	E. serpens HBK.	D	2
	E. stictospora Engelm.	DEF	2
	Jatropha dioica Sessé ex Cerv.	C	1
	Ricinus communis L.	D	3
	Tragia nepetifolia Cav.	ABCE	2
	FAGACEAE		
	Quercus frutex Trel.	B	2
	GENTIANACEAE		
	Gentiana spathacea HBK.	C	4
	GERANIACEAE		
	Erodium cicutarium (L.) L'Hérit.	CDE	3
	Geranium seemannii Peyr.	BCDE	3
	GRAMINEAE		
	Aegopogon tenellus (DC.) Trin.	B	1
	Andropogon barbinodis Lag.	B	1
	A. barbinodis var. *perforatus* (Trin.) Gould	CE	3
	A. saccharoides Swartz	AD	1
(9)	*Aristida adscensionis* L.	E	3
	A. hamulosa Henr.	C	1
	Avena fatua L.	DF	3
	Bouteloua aristidoides (HBK.) Griseb.	C	1
	B. chondrosioides (HBK.) Benth.	B	1
	B. curtipendula (Michx.) Torr.	ACE	2
	B. gracilis (HBK.) Lag.	ACE	2
	B. hirsuta Lag.	ACD	3
	B. radicosa (Fourn.) Griffiths	AC	3
	B. scorpioides Lag.	E	2
	B. simplex Lag.	B	3
	B. triaena (Trin.) Scribn.	E	2
	Brachiaria meziana Hitchc.	ABC	2

		HABITAT	ABUNDANCIA
	Briza subaristata Lam.	C	2
	Bromus anomalus (Rupr.) Fourn.	B	1
	B. carinatus Hook. & Arn.	AB	2
	B. catharticus Vahl	BD	1
	Buchloë dactyloides (Nutt.) Engelm.	D	1
	Buchlomimus nervatus (Swallen) Reeder, Reeder & Rzedowski	A	3
	Cynodon dactylon (L.) Pers.	DE	3
	Chloris submutica HBK.	CD	3
	Ch. virgata Swartz	CE	2
	Digitaria ternata (A. Rich.) Stapf	AE	2
	Echinochloa crusgalli (L.) Beauv.	D	1
	E. crusgalli var. *zelayensis* (HBK.) Hitchc.	E	1
	E. holciformis (HBK.) Chase	D	1
	Eleusine tristachya (Lam.) Lam.	A	2
	Eragrostis limbata Fourn.	DE	2
	Eragrostis sp.	B	2
	Eragrostis sp.	AD	2
	Erioneuron avenaceum (HBK.) Tateoka	AD	2
	E. pulchellum (HBK.) Tateoka	AD	3
(1)	*Heteropogon contortus* (L.) Beauv.	A	¿?
	Hilaria cenchroides HBK.	ABCD	5
	Hordeum jubatum L.	A	3
	H. vulgare L.	D	1
	Leptochloa dubia (HBK.) Nees	B	1
	Lolium multiflorum Lam.	C	1
	Lycurus phleoides HBK.	ACE	4
	Microchloa kunthii Desv.	C	1
	Muhlenbergia microsperma (DC.) Kunth	C	1
	M. repens (Presl) Hitchc.	C	1
	M. rigida (HBK.) Kunth	CD	3
	M. tenuiflora HBK.	DE	3
(1)	*Panicum hallii* Vasey	B	¿?
	P. lepidulum Hitchc. & Chase	D	1
	P. obtusum HBK.	D	3
	Pennisetum clandestinum Hochst. ex Chiov.	ABC	3
	P. villosum R. Br.	C	1
	Poa annua L.	E	2
	Polypogon interruptus HBK.	CDE	2
	Rhynchelytrum repens (Willd.) C.E. Hubb.	E	1
	Secale cereale L.	F	3
	Setaria geniculata (Lam.) Beauv.	ACD	3
	S. grisebachii Fourn.	ABC	3
	Sitanion longifolium J.G. Smith	A	2
	Sorghastrum nutans (L.) Nash	C	¿?
	Sorghum halepense (L.) Pers.	DE	2
	Sporobolus atrovirens (HBK.) Kunth	A	2
	Stipa leucotricha Trin. & Rupr.	C	1
	S. mucronata HBK.	B	1
	S. virescens HBK.	BC	3

		HABITAT	ABUNDANCIA
	Trisetum spicatum (L.) Richt.	C	2
	Triticum vulgare Vill.	E	1
	HYDROPHYLLACEAE		
	Nama dichotomum (Ruiz & Pavón) Choisy	B	1
	N. origanifolium HBK.	B	3
	IRIDACEAE		
	Sisyrinchium angustifolium HBK.	B	3
	Tigridia vanhouttei Roezl	BC	2
	JUNCACEAE		
	Juncus mexicanus Willd.	C	2
	LABIATAE		
(1)	*Hyptis mutabilis* (Rich.) Briq.	B	2
	Leonotis nepetifolia (L.) R. Br.	D	2
	Lepechinia caulescens (Ort.) Epl.	A	4
	Marrubium vulgare L.	C	2
	Salvia amarissima Ort.	BC	2
	S. chamaedryoides Cav.	C	3
	S. hirsuta Jacq.	CDE	2
	S. laevis Benth.	ACD	2
	S. mexicana L.	BC	2
	S. microphylla HBK.	ACDE	2
	S. polystachya Ort.	ABC	2
	S. reflexa Hornem.	CE	2
	S. reptans Jacq.	C	¿?
	S. tiliifolia Vahl	ABDE	2
	Stachys nepetifolia Desf.	BC	2
	LEGUMINOSAE		
	Acacia angustissima (Mill.) Kuntze	C	1
	A. schaffneri (Wats.) Hermann	BC	3
	Astragalus hypoleucus Schauer	CD	2
	A. *micranthus* Desv. var. micranthus	AC	2
	A. oxyrrhynchus Hemsl.	AC	2
	A. strigulosus HBK.	AF	3
(1)	*A. wootonii* var. *candollianus* (HBK.) Barneby	A	¿?
	Calliandra reticulata Gray	C	2
	Cassia tomentosa L.	DE	2
	Cologania angustifolia Kunth	ACD	2
	C. biloba (Lindl.) Nich.	BC	1
	C. congesta Rose	A	2
	C. grandiflora Rose	AC	2
	Cracca pumila (Rose) Jones	A	1

		HABITAT	ABUNDANCIA
	Cracca sp.	E	2
	Crotalaria pumila Ort.	ACD	2
	C. rotundiflora var. *vulgaris* Windler	AC	2
	Dalea brachystachya Gray	BD	2
	D. filiciformis Rob. & Greenm.	E	2
	D. foliolosa (Ait.) Barneby var. *foliolosa*	BC	2
	D. hegewischiana Steud.	A	3
	D. humilis G. Don	C	1
	D. leporina (Ait.) Bullock	D	2
	D. lutea (Cav.) Willd.	CD	2
	D. minutifolia (Rydb.) Harms	B	2
	D. obovatifolia Ort. var. *obovatifolia*	CDF	2
	D. prostrata Ort.	DF	3
	D. reclinata (Cav.) Willd.	C	1
	D. sericea Lag.	A	2
	Desmanthus pumilus (Schl.) Macbride	ACD	2
	Desmodium aparines (Link) DC.	A	1
	D. grahamii Gray	AC	2
	D. uncinatum (Jacq.) DC.	AC	2
	Erythrina coralloides DC.	B	1
(1)	*E. leptorhiza* DC.	A	¿?
	Eysenhardtia polystachya (Ort.) Sarg.	BC	3
	Indigofera hartwegii Rydb.	C	3
	Krameria secundiflora DC.	C	1
	Lupinus sp.	AC	2
	Medicago lupulina L.	E	1
	M. polymorpha var. *vulgaris* (Benth.) Shinners	CDEF	3
	M. sativa L.	EF	3
	Melilotus indicus (L.) All.	CD	2
	Mimosa biuncifera Benth.	ABCE	3
	Minkelersia multiflora Rose	AC	1
	Phaseolus coccineus L.	F	1
	P. formosus HBK.	A	1
	P. heterophyllus Willd.	ACD	2
	Pisum sativum (L.) Wats.	F	1
	Prosopis laevigata (H. & B.) Johnst.	CD	2
(1)	*Rhynchosia prostrata* Brand.	A	¿?
	Stylosanthes humilis HBK.	C	1
	Trifolium amabile HBK.	E	2
	Vicia faba L.	F	3
	V. sativa L.	F	3
	Zornia thymifolia HBK.	CF	3
	LEMNACEAE		
	Lemna minima Phil.	H	4
	LILIACEAE		
	Allium glandulosum Link & Otto	AC	2

	HABITAT	ABUNDANCIA
Calochortus barbatus (HBK.) Painter	ABC	1
Echeandia leptophylla Benth.	B	2
E. mexicana Cruden	B	3
E. nana (Baker) Cruden	BD	1
Milla biflora Cav.	C	1
Yucca filifera Chabaud	D	1
LINACEAE		
Linum orizabae Planch.	A	1
(1) *L. schiedeanum* Schl. & Cham.	B	1
LOASACEAE		
Mentzelia hispida Willd.	ABCD	2
LOGANIACEAE		
Buddleia cordata HBK.	CE	2
B. sessiliflora HBK.	CE	2
LORANTHACEAE		
Phoradendron brachystachyum (DC.) Nutt.	BC	3
LYTHRACEAE		
Cuphea aequipetala Cav.	C	1
C. wrightii A. Gray var. *wrightii*	BCE	2
Lythrum gracile Benth.	BCD	2
MALPIGHIACEAE		
(1) *Aspicarpa hirtella* Rich.	A	¿?
Gaudichaudia mucronata (Moc. & Sessé) Juss.	ABC	3
MALVACEAE		
Abutilon ellipticum Schlecht.	BC	2
Anoda cristata (L.) Schlecht.	ABCE	2
Kearnemalvastrum lacteum (Ait.) Bates	E	1
Malva parviflora L.	D	1
Malvaviscus arboreus Cav.	B	1
Modiola caroliniana (L.) G. Don	E	1
Periptera punicea (Lag.) DC.	E	1
Sida procumbens Swartz	AC	2
S. rhombifolia L.	A	2
S. rzedowskii Fryxell	C	1
Sphaeralcea angustifolia (Cav.) G. Don	CD	2

MARTYNIACEAE	HABITAT	ABUNDANCIA
Proboscidea louisianica ssp. *fragrans* (Lindl.) Bretting	DF	1
NYCTAGINACEAE		
Allionia incarnata L.	E	1
Mirabilis jalapa L.	ACD	2
Oxybaphus comatus (Small) Weatherby	ACDE	1
O. glabrifolius (Ort.) Vahl	E	2
O. violaceus (L.) Choisy	AC	2
OLEACEAE		
Menodora helianthemoides H. & B.	C	1
ONAGRACEAE		
Gaura coccinea Pursh	CDE	3
G. drummondii (Spach) Torr. & Gray	CD	2
G. mutabilis Cav.	A	1
Lopezia racemosa Cav.	ABCF	3
Ludwigia peploides (HBK.) Raven	H	2
Oenothera elata HBK.	D	1
O. kunthiana (Spach) Munz	C	1
O. pubescens Willd. ex Spreng.	AB	2
O. rosea L'Hér. ex Ait.	ADE	2
O. tetraptera Cav.	ACDE	2
ORCHIDACEAE		
Habenaria crassicornis Lindl.	A	1
H. entomantha (Llave & Lex.) Lindley	B	1
H. strictissima Reichb.f.	B	1
Spiranthes cinnabarina Llave & Lex.	B	1
S. durangensis Ames & Schweinfurth	B	1
S. polyantha Reichb.f.	C	1
S. vernalis Engelm. & Gray	A	1
OXALIDACEAE		
Oxalis alpina (Rose) Knuth	C	2
O. corniculata L.	ACDE	3
O. decaphylla HBK.	C	2
O. latifolia HBK.	C	2
O. lunulata Zucc.	BD	1
O. tetraphylla Cav.	BC	4
PAPAVERACEAE		
Argemone ochroleuca Sweet ssp. *ochroleuca*	DE	3

	HABITAT	ABUNDANCIA
PASSIFLORACEAE		
(1) *Passiflora exsudans* Zucc.	A	¿?
PHYTOLACCACEAE		
Phytolacca icosandra L.	E	3
PIPERACEAE		
Peperomia campylotropa Hill	ABC	3
PLANTAGINACEAE		
Plantago linearis var. *mexicana* (Link) Pilger	C	1
P. major L.	D	3
PLUMBAGINACEAE		
Plumbago pulchella Boiss.	BCF	3
POLEMONIACEAE		
Loeselia coerulea (Cav.) Don	CDE	2
L. mexicana (Lam.) Brand	ABC	3
POLYGALACEAE		
Polygala compacta Rose	AC	2
P. scoparia HBK.	ABCE	2
Polygala sp.	E	1
POLYGONACEAE		
Polygonum aviculare L.	E	1
P. lapathifolium L.	G	3
P. mexicanum Small	EG	3
P. punctatum Ell.	G	3
Rumex crispus L.	DEG	3
PORTULACACEAE		
Portulaca mexicana P. Wilson	AC	1
P. oleracea L.	D	2
P. pilosa L.	BC	2
Talinum napiforme DC.	AC	1
POTAMOGETONACEAE		
Potamogeton nodosus Poiret	H	4

	HABITAT	ABUNDANCIA
PRIMULACEAE		
Anagallis arvensis L.	D	3
RANUNCULACEAE		
Clematis dioica L.	ABC	3
Ranunculus macranthus Scheele	B	1
R. petiolaris HBK.	B	1
Thalictrum pubigerum Benth.	B	4
RESEDACEAE		
Reseda luteola L.	CDE	3
RHAMNACEAE		
Adolphia infesta (HBK.) Meisn.	C	5
Condalia mexicana Schl. var. *mexicana*	D	1
C. velutina I. M. Johnst.	CD	3
ROSACEAE		
Alchemilla aphanoides var. *subalpestris* (Rose) Perry	C	1
A. pringlei Fedde	C	1
Amelanchier denticulata (HBK.) Koch	C	3
Crataegus pubescens (HBK.) Steud.	AB	1
Prunus microphylla (HBK.) Hemsl.	B	1
RUBIACEAE		
Bouvardia longiflora (Cav.) HBK.	AC	3
B. multiflora (Cav.) Schult. & Schult.	B	4
B. ternifolia (Cav.) Schl.	ABC	3
Crusea diversifolia (HBK.) Anderson	ACD	3
Galium mexicanum HBK.	C	2
G. uncinulatum DC.	C	4
Relbunium microphyllum (Gray) Hemsl.	C	1
RUTACEAE		
Ruta chalapensis L.	D	1
SALICACEAE		
Salix bonplandiana HBK.	EG	2
SAPINDACEAE		
Cardiospermum halicacabum L.	ABC	4

SCROPHULARIACEAE	HABITAT	ABUNDANCIA
Bacopa procumbens (Mill.) Greenm.	B	1
Buchnera obliqua Benth.	ACE	2
Castilleja arvensis Cham. & Schlecht.	ACE	2
Lamourouxia brachyantha Greenm.	A	1
L. dasyantha (Cham. & Schl.) Ernst	ABCDE	3
L. rhinanthifolia HBK.	AB	1
Penstemon campanulatus (Cav.) Willd.	BC	2
P. gentianoides (HBK.) Poiret	BC	1
(1) *Silvia prostrata* Benth.	A	¿?
Veronica peregrina (L.) ssp. *xalapensis* (HBK.) Pennell	F	1
SOLANACEAE		
Bouchetia erecta DC.	AC	2
Cestrum anagyris Dunal	D	1
Datura stramonium L.	A	3
Jaltomata procumbens (Cav.) J.L. Gentry	BC	2
Nicotiana glauca Graham	D	1
Petunia parviflora Juss.	E	1
Physalis chenopodiifolia Lam.	ABC	2
P. foetens Poir.	AD	2
P. sulphurea (Fern.) Waterfall	E	1
P. philadelphica Lam.	E	1
Solanum bulbocastanum Dun.	BC	2
S. cardiophyllum Lindl.	ABC	2
S. cervantesii Lag.	ABCD	2
S. dejectum Fern.	A	1
S. elaeagnifolium Cav.	E	4
S. nigrescens Mart. & Gal.	BE	2
S. pedunculare Schl.	C	3
S. rostratum Dun.	D	1
TROPAEOLACEAE		
Tropaeolum majus L.	D	1
TYPHACEAE		
Typha domingensis Pers.	H	1
T. latifolia L.	H	2
UMBELLIFERAE		
Apium leptophyllum (Pers.) F. Muell.	C	3
Eryngium comosum Delar.	ABCDE	2
E. serratum Cav.	AC	2
Prionosciadium thapsoides (DC.) Math.	B	1

URTICACEAE	HABITAT	ABUNDANCIA
Parietaria pensylvanica Muhl.	B	1
VALERIANACEAE		
Valeriana ceratophylla HBK.	BC	1
V. sorbifolia HBK. var. *sorbifolia*	BC	1
VERBENACEAE		
Bouchea prismatica (L.) Kuntze	BC	3
Lantana velutina Mart. & Gal.	C	3
Phyla nodiflora (L.) Greene	E	1
Priva grandiflora (Ort.) Moldenke	C	2
P. mexicana (L.) Pers.	B	1
Verbena bipinnatifida Nutt.	ACE	1
V. carolina L.	E	1
V. gracilis Desf.	BC	2
V. litoralis HBK.	G	3
V. menthaefolia Benth.	BCDG	3
VITACEAE		
Cissus sicyoides L.	BC	3
ZYGOPHYLLACEAE		
Kallstroemia rosei Rydb.	E	1

SIMBOLOGIA

HABITAT

A pastizal
B matorral xerófilo
C pastizal con matorral
D ruderal
E zona erosionada
F zona de cultivo
G subacuático
H acuático

ABUNDANCIA

1 muy escaso
2 escaso
3 regular
4 abundante
5 muy abundante

Otros colectores (esta indicación se refiere a taxa que no fueron colectados por los autores).

(1) Rzedowski J.
(2) Scheinvar L.
(3) Zamudio M.
(4) Flores G. C.
(5) Arizmendi A.
(6) Calvo A. M.
(7) Ortíz E.
(8) López C.
(9) Solares F.
(10) Vargas J.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al Dr. J. Rzedowski por su asesoría, y a algunos colaboradores del Proyecto Flora del Valle de México por la determinación y verificación de algunas de las especies.

LITERATURA CITADA

Adams, D. M. 1951. Erosional effects. of the Tajo de Nochistongo in the Valley of México. Thesis. Mexico City College. Puebla, México. 108 pp.

Benítez, G. 1984. Estudio florístico de la Sierra de los Pitos en el Estado de Hidalgo. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 119 pp.

Bopp, O. M. 1956. Contribución al estudio de la flora fanerogámica de los cerros situados al norte de la ciudad de México: Sierra de Guadalupe, cerros Chiquihuite, Ticomán y Zacatenco. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 65 pp.

Bracho, R. A. 1985. Estudio florístico de la parte inferior de la Sierra de Monte Alto en el Valle de México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 94 pp.

Castilla, M. y D. Tejero. 1983. Estudio florístico del cerro Gordo y zonas aledañas (cercanas a San Juan Teotihuacán). Tesis de Licenciatura. Escuela Nacional de Estudios Profesionales Iztacala. Universidad Nacional Autónoma de México. Estado de México. 127 pp.

Equihua, M. E. 1983. Estudio florístico de la vertiente oriental de la Sierra de Tezontlalpan en el Estado de Hidalgo. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 101 pp.

García, E. 1981. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Koeppen. 2a. edición. Instituto de Geografía. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 246 pp.

Medina, J. M. 1980. Análisis fitogeográfico de la vertiente sur de la Sierra de Pachuca, Estado de Hidalgo. Tesis de Licenciatura. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas. Instituto Politécnico Nacional. México, D.F. 58 pp.

Osorio, M. L. 1984. Flora y vegetación de la parte superior de la Sierra de Monte Alto en el Valle de México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 109 pp.

Rzedowski, J. 1954. Vegetación del Pedregal de San Angel (Distrito Federal). An. Esc. Cienc. Biol. 8(1-2): 59-129.

Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Ed. Limusa. México, D.F. pp. 258-261.

Rzedowski, J. y G. C. de Rzedowski. 1979. Flora fanerogámica del Valle de México. Volumen 1. Ed. CECSA. México, D.F. pp. 37-45.

Rzedowski, J. y G. C. de Rzedowski. 1985. Flora fanerogámica del Valle de México. Volumen 2. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas e Instituto de Ecología. México, D.F. pp. 233-235, 487.

Acta Botánica Mexicana (1991), 14:59-73

CONSIDERACIONES FILOGENETICAS Y BIOGEOGRAFICAS PRELIMINARES DEL GENERO *SORGHASTRUM* (POACEAE; ANDROPOGONEAE)

Patricia Davila Aranda

Departamento de Botánica
Instituto de Biología, UNAM
Apartado Postal 70-233
Delegación Coyoacán, 04510 México, D.F.

RESUMEN

Por medio de un análisis filogenético utilizando cladogramas, se plantea una hipótesis preliminar sobre las relaciones filogenéticas entre el género *Sorghastrum* y géneros afines, así como las relaciones existentes entre las especies de este género. Además, con base en el análisis filogenético, así como patrones de distribución actuales y pasados, se hacen algunas consideraciones biogeográficas y se propone una hipótesis de trabajo explicando el posible lugar de origen del género.

ABSTRACT

By means of a phylogenetic analysis using cladograms, a preliminary hypothesis pointing out relationships between the genus *Sorghastrum* and related genera, as well as among the species of the genus is suggested. In addition, based on the phylogenetic analysis, as well as present and past distribution patterns, a working hypothesis explaining a possible place of origin of the genus is proposed.

INTRODUCCION

El género *Sorghastrum* pertenece a la tribu Andropogoneae de la familia Poaceae. Dentro de esta tribu se incluyen alrededor de 85 géneros y más de 1000 especies (Clayton y Renvoize, 1986), distribuidos especialmente en zonas tropicales, particularmente en regiones de pastizales, aunque en ocasiones se infiltran en zonas templadas.

Las características más importantes que distinguen a esta tribu son la presencia de espiguillas con glumas rígidas, alargadas y casi del mismo tamaño y las espiguillas dispuestas en pares, las cuales nacen generalmente sobre un raquis frágil. Esta modificación morfológica sugiere que la función de dispersión ha sido transferida de las espiguillas individuales a un segmento del raquis (entrenudo + 2 espiguillas) (Clayton, 1972). A su vez, en las Andropogoneae, existe una tendencia hacia la reducción en las ramas primarias de la inflorescencia, aunada a la proliferación de ramas axilares.

En términos generales, existe poca dificultad en definir o reconocer los límites de las Andropogoneae, no así los límites de la mayoría de sus géneros. En gran parte, esto se debe a la modificación morfológica tan importante que ha tenido la espiguilla pedicelada, así como la reducción en las ramas primarias de la inflorescencia y la consecuente proliferación de sus ramas axilares.

Taxonómicamente, el género *Sorghastrum* está incluído, como se mencionó anteriormente, en la tribu Andropogoneae y más particularmente se ubica dentro de la subtribu Sorghineae. *Sorghastrum* fue inicialmente propuesto por Nash (1901) como un segregado del género *Sorghum* Moench. Según Dávila (1988), el género comprende 17 especies (ver Apéndice) que habitan principalmente en el Nuevo Mundo, sin embargo, hay dos especies que se encuentran presentes en Africa.

Dada la distribución disyunta de *Sorghastrum*, el estudio filogenético y biogeográfico de sus especies representa un paso interesante e importante hacia el entendimiento de este género, así como de la tribu Andropogoneae.

ANTECEDENTES

Existen pocos estudios relacionados con el conocimiento de la filogenia y biogeografía de las Andropogoneae. Esto no es sorprendente, dada la escasez de trabajos monográficos dentro de este grupo de pastos. Sin embargo, se considera correcto visualizar como probable centro de origen de las Andropogoneae a la región de Indonesia y Malasia (Hartley, 1958), en donde la tribu presenta mayor diversidad y número de taxa primitivos. En el Nuevo Mundo, los géneros de este grupo son menos numerosos; probablemente ello se debe a que las Andropogoneae no han alcanzado un desarrollo completo (procesos de diversificación y radiación) en América (Hartley, 1958).

Con respecto al género *Sorghastrum*, no existe ningún estudio relacionado con la filogenia y biogeografía del mismo. Sin embargo, tomando en cuenta los datos existentes sobre la morfología, anatomía y citología del género (Dávila, 1988), existe la infraestructura suficiente para llevar a cabo el primer intento hacia el entendimiento filogenético y biogeográfico de *Sorghastrum*.

Dado que uno de los principales objetivos del taxónomo vegetal es entender las relaciones filogenéticas del taxon o conjunto bajo estudio y a pesar de que generalmente es casi imposible recopilar e integrar una historia evolutiva completa de cualquier grupo vegetal, la elaboración de un esquema filogenético basado en la información existente actualizada es indudablemente útil e importante.

METODOLOGIA

Diferentes tipos de enfoques filogenéticos se han desarrollado en los últimos 20 años. Uno de estos, la cladística, estudia los conceptos y métodos interesados en estimar las relaciones de parentesco de los organismos y especialmente en la elaboración de árboles filogenéticos (Funk y Stuessy, 1978).

A su vez, han surgido diferentes enfoques cladísticos, dentro de estos, en esencia, el propuesto por Hennig (1950, 1966) se escogió para llevar a cabo este análisis filogenético. El método requiere de la determinación de los estados tanto primitivos como derivados o avanzados de cada carácter examinado (polarización). Esto quiere decir que, con base en la información disponible, deben llevarse a cabo suposiciones acerca del estado primitivo o derivado del rasgo en cuestión.

El análisis cladístico se llevó a cabo siguiendo dos caminos diferentes. Primero, un análisis manual en donde se incluyen cinco pasos principales: 1. Selección de los géneros supuestos dentro del mismo grupo filogenético. 2. Selección del grupo externo. 3. Selección de los caracteres. 4. Determinación de los estados de cada carácter. 5. Agrupamiento de los taxa con base en los estados avanzados de los caracteres.

El segundo camino se llevó a cabo usando el paquete computarizado denominado PHYLIP (Phylogeny Inference Package, version 2.8). Dentro de este paquete se utilizaron aquellos programas relacionados con el análisis de información discreta: MIX (Métodos de Parsimonia de Wagner y Camin-Sokal), DOLLOP (Métodos de Polimorfismo y Parsimonia), CLIQUE (Métodos de Compatibilidad), BOOTM (Intervalos de confianza en los métodos de parsimonia de MIX) y BOOTDOL (Intervalos de confianza en DOLLOP).

Con el fin de aclarar algunos términos utilizados en este trabajo, a continuación se dá una breve explicación de los mismos:

APOMORFIA.- Estado derivado o avanzado de un carácter.

HOMOPLASIA.- Estado derivado del carácter compartido por dos o más taxa en diferentes "ramas" del cladograma.

PARSIMONIA.- Principio importante en el cladismo que busca minimizar las condiciones homoplásicas o el número de cambios en el estado del carácter. Es decir, de todos los cladogramas posibles, se enfatiza aquel que implica menor número de regresiones o convergencias.

PLESIOMORFIA.- Estado primitivo de un carácter.

POLARIZACION.- Determinación de los estados plesiomórficos y apomórficos de un carácter.

SINAPOMORFIA.- Estado derivado del carácter (=apomorfia) compartido por dos o más taxa.

RESULTADOS

Los caracteres seleccionados en este análisis son aquellos distintivos de ciertas especies o grupos de especies. Sus respectivas polarizaciones están basadas en el acervo de información conocido para las gramíneas, las Andropogoneae y especialmente en la información obtenida en la revisión taxonómica del género *Sorghastrum* (Dávila, 1988). A pesar de que en ocasiones el valor adaptativo de algunos caracteres no puede ser identificado, tal desconocimiento no disminuye su validez en la interpretación filogenética.

Filogenia del género *Sorghastrum*

Sorghastrum ha sido asociado taxonómicamente a diferentes géneros (*Sorghum, Andropogon, Chrysopogon, Poranthera,* etc.). Por lo tanto, uno de los propósitos principales de esta sección es el de situar al género *Sorghastrum* como una entidad taxonómica real.

En este trabajo se considera que la tribu Andropogoneae representa un grupo monofilético que comparte los siguientes estados derivados: presencia de una sola vaina parenquimática rodeando a cada haz vascular, fotosíntesis del tipo Kranz-MS y espiguillas pareadas, formando ramérulos.

Con respecto a la selección del grupo externo, que a menudo representa uno de los problemas críticos en cladística (Duncan y Stuessy, 1984), se escogió al género *Saccharum*. Dicho género se considera primitivo dentro de la subtribu Saccharinae, la cual probablemente es la más primitiva dentro de la tribu Andropogoneae (Clayton y Renvoize, 1986). Aun cuando se reconoce que *Saccharum* no es plesiomórfico para todos sus caracteres, el género provee, para los fines de este trabajo, un buen punto de inicio y referencia en la polarización de los caracteres incluídos.

El resto de los géneros considerados en este análisis filogenético se seleccionaron con base en su relación aparente con *Sorghastrum*, así como en la información morfológica disponible para cada género. Definitivamente el análisis filogenético ideal sería la comparación de todos los elementos de este nivel taxonómico incluídos en la tribu Andropogoneae; sin embargo, la falta de información sistemática sobre muchos de estos taxa impide este análisis ideal.

Los caracteres y estados del carácter considerados en este análisis cladístico son:

1. Células cortas pareadas vs. células cortas solitarias.
2. Nervadura central formada por varios o muchos haces vasculares (sección transversal) vs. nervadura central, al menos en algunas especies, formada por un solo haz vascular (sección transversal).
3. Clorénquima inconspicuo o incompletamente radiado vs. clorénquima completamente radiado.
4. Células largas rectangulares vs. células largas cuadrangulares.
5. Ambas vainas parenquimáticas (interna y externa) presentes vs. solamente vaina parenquimática externa presente.
6. Espiguillas sésil y pedicelada similares vs. espiguillas sésil y pedicelada diferentes.
7. Espiguilla pedicelada reducida vs. espiguilla pedicelada ausente.
8. Espiguilla pedicelada ausente, pero el pedicelo presente vs. espiguilla pedicelada y pedicelo ausentes.
9. Espiguillas pareadas (ramérulos) arregladas en forma de panícula vs. espiguillas pareadas (ramérulos) arregladas de cualquier otra forma.
10. Espiguillas pareadas (ramérulos) arregladas en racimos vs. espiguillas pareadas (ramérulos) arregladas digitalmente.
11. Espiguillas pareadas (ramérulos) sin espatas vs. espiguillas pareadas (ramérulos) con espatas.

Con base en la polarización de los caracteres se obtuvo la siguiente matriz (Cuadro 1). El estado plesiomórfico de los caracteres esta representado por el "0", mientras que el estado apomórfico se expresa por el número "1".

Dos clades principales se observan en el cladograma (Fig. 1). El primero incluye a *Sorghum, Sorghastrum* y *Cleistachne*. Estos géneros comparten la sinapomorfia

Cuadro 1. Distribución de los estados de los caracteres en algunos géneros de la tribu Andropogoneae.

TAXA	CARACTER										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Grupo Externo	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Sorghum	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0
Sorghastrum	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0
Cleistachne	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0
Dichanthium	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0
Bothriochloa	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0
Andropogon	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1

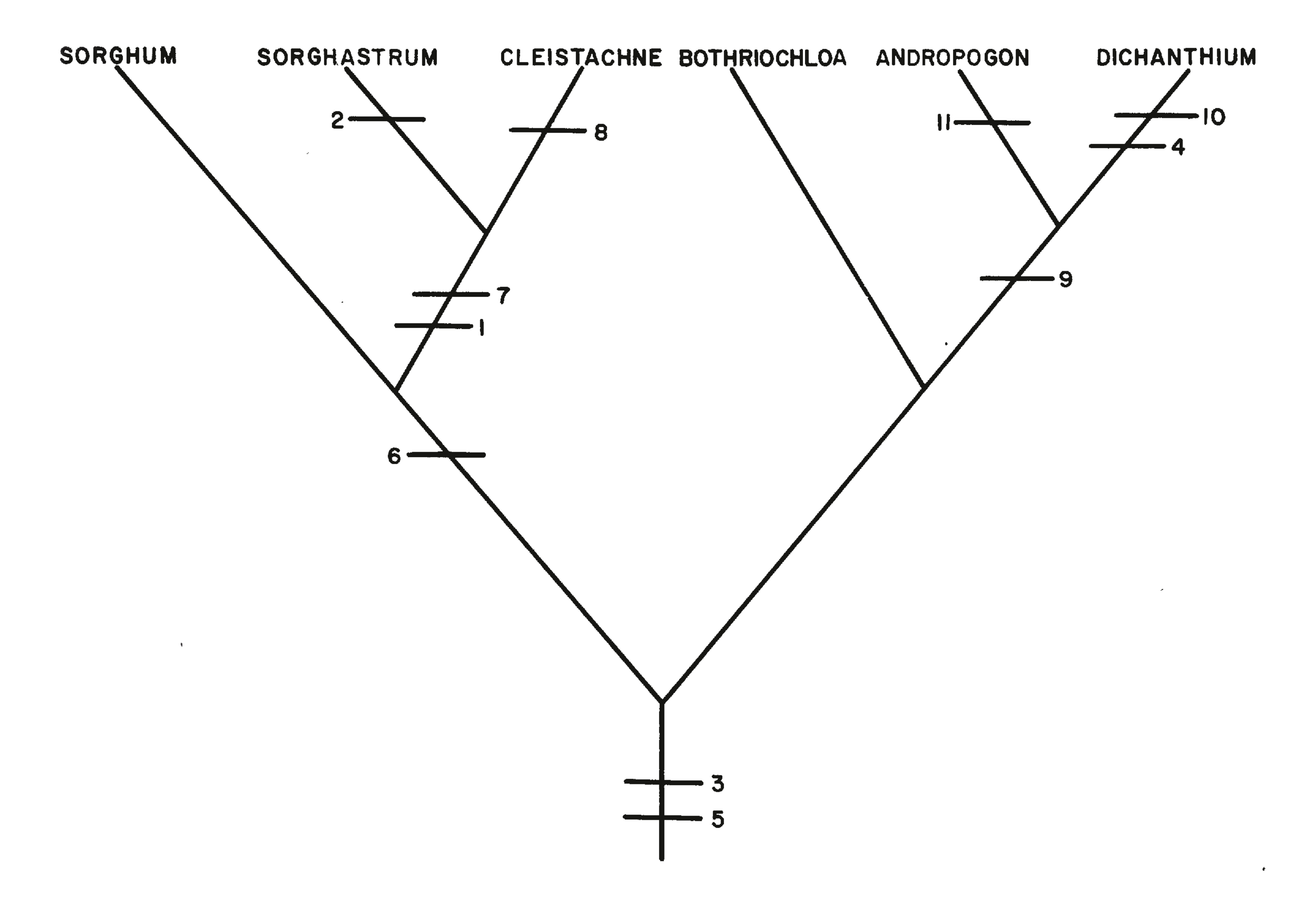


Fig. 1. Cladograma que muestra algunos géneros selectos de la tribu Andropogoneae. Barra sencilla = apomorfia, barra doble = homoplasia.

"espiguillas pediceladas ausentes", que de acuerdo con lo sugerido, representa una tendencia evolutiva muy importante en las Andropogoneae.

Sorghastrum y *Cleistachne* son grupos hermanos, ya que comparten dos sinapomorfias, "presencia de células cortas solitarias" y "espiguilla pedicelada ausente". Esta última, representa otro paso, en la tendencia hacia la reducción de la unidad pareada de las Andropogoneae. En apoyo a esta información Celarier (1959) sugirió una misma línea evolutiva para *Cleistachne* y *Sorghastrum*.

Cleistachne muestra la apomorfia "espiguilla pedicelada y pedicelo ausentes". Con este género, la tendencia evolutiva hacia la reducción y supresión de la espiguilla pedicelada en las Andropogoneae, probablemente ha llegado a su fin.

Sorghastrum, a su vez, muestra la apomorfia "nervadura central, al menos en algunas especies, formada por ún solo haz vascular". Ya que las Panicoideae generalmente desarrollan nervaduras compuestas (formadas de varios haces vasculares) (Metcalfe, 1960), este estado avanzado puede representar un importante paso evolutivo. Se sugiere tentativamente, que la reducción en el número y complejidad del tejido vascular representa una innovación reciente en las Andropogoneas, hacia la adaptación a zonas más secas.

Como se muestra en el cladograma, *Sorghum* probablemente representa parte del grupo genómico ancestral de donde se originaron *Sorghastrum* y *Cleistachne*. Además, se observa que *Cleistachne* constituye una entidad taxonómica más avanzada que *Sorghastrum*, pero que probablemente se originó a partir de esta última.

El segundo clade esta representado por los géneros *Dichanthium* y *Andropogon*. Con base en este análisis, estos dos géneros representan un grupo monofilético que comparte la sinapomorfia "inflorescencia no paniculada". Clayton y Renvoize (1986) afirman que las panículas terminales estan presentes en algunos de los géneros más primitivos de las Andropogoneae y que, además, existe una clara tendencia hacia la reducción de la inflorescencia (formación de racimos simples o digitados). Esta reducción de la inflorescencia es evidente en *Dichanthium* y *Andropogon* pues ninguno de los dos presenta un arreglo en panícula. *Dichanthium* muestra la apomorfia "inflorescencia digitada", en donde se pone de manifiesto una fuerte multiplicación de ramas axilares (Clayton y Renvoize, 1986). Por su parte, *Andropogon* denota la condición avanzada de "inflorescencia cubierta por una espata". Con respecto a este punto, se sugiere que la espata representa una protección externa y secundaria de los elementos reproductivos de las plantas.

Con base en la información obtenida y el resultado del cladograma, se observa que no existe una relación filogenética estrecha entre *Bothriochloa* y el resto de los géneros estudiados.

Filogenia de las especies del género *Sorghastum*

A partir de los resultados del análisis filogenético del género *Sorghastrum* y algunos géneros relacionados, el entendimiento de las relaciones evolutivas de las especies de *Sorghastrum* es el siguiente paso. Este análisis representa el primer intento en organizar todas las especies del género *Sorghastrum* dentro de un marco filogenético.

Con respecto a la selección del grupo externo, se escogió el género *Sorghum*. Tal decisión se basa en la estrecha relación de este último con *Sorghastrum*, así como por ser el posible tronco principal de la subtribu Sorghineae o su rango taxonómico equivalente (Clayton y Renvoize, 1986, Hartley, 1958 y Keng, 1939), a donde pertenece *Sorghastrum*.

Los caracteres y estados de carácter considerados en este análisis cladístico son:

1. Espiguilla pedicelada presente vs. espiguilla pedicelada ausente.
2. Arista geniculada vs. arista no geniculada.
3. Largo de la arista hasta 6 cm de largo vs. largo de la arista de más de 6 cm de largo.
4. Segunda gluma glabra vs. segunda gluma pubescente.
5. Espiguillas claras vs. espiguillas obscuras.
6. Inflorescencia bilateral vs. inflorescencia unilateral.
7. Hábito erecto o ligeramente decumbente vs. hábito trepador.
8. Plantas perennes vs. plantas anuales.
9. Células intercostales cortas, angulares vs. células intercostales cortas, redondeadas.
10. Células intercostales cortas y angulares, más largas que anchas vs. células intercostales cortas y angulares, cuadrangulares.
11. Aguijones presentes vs. aguijones ausentes.
12. Aguijones de un solo tipo vs. aguijones de dos tipos.
13. Aguijones con la base tan larga, más corta o ligeramente más larga que los estomas vs. aguijones con la base al menos dos veces más larga que los estomas.
14. Pelos unicelulares ausentes vs. pelos unicelulares presentes.
15. Zona de la costa formada por más de una hilera de células vs. zona de la costa formada por una sola hilera de células.
16. Tamaño del estoma en la cara abaxial mayor de 3 µm vs. tamaño del estoma en la cara abaxial menor de 3 µm.
17. Cuerpos de sílice alargados verticalmente, presentes en la zona intercostal vs. cuerpos de sílice alargados verticalmente ausentes en la zona intercostal.
18. Nervio central compuesto (formado por varios haces vasculares) vs. nervio central simple (formado por un solo haz vascular).
19. Período de floración en otoño vs. período de floración en primavera.
20. Habitat terrestre vs. habitat pantanoso o de turbera.
21. Habitat correspondiente a climas templados (bosque de pino-encino) vs. habitat correspondiente a climas secos.
22. Habitantes del hemisferio sur vs. habitantes del hemisferio norte.

En la siguiente matriz (Cuadro 2) se incluyen todos los estados de los caracteres para cada una de las especies de *Sorghastrum.*

Tres clades principales se observan en el cladograma (Fig. 2). El primero (clade A) contiene ocho especies sudamericanas, una presente en México, Centro y Sudamérica y una última que habita en Africa. Todos estos taxa pertenecen a un solo grupo, definido por el estado derivado del carácter 21 (presentes en climas secos). Además el clade está formado por tres conjuntos, así como por cuatro especies que no pudieron ser ensambladas.

Cuadro 2. Distribución de los estados de los caracteres en las especies del género *Sorghastrum*.

TAXON	CARACTER																					
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
Grupo Ext.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
balansae	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0
brunneum	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1
chaseae	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0
contractum	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0
elliottii	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1
incompletun	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0
minarum	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0
nudipes	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1
nutans	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1
pellitum	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0
rigidifolium	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0
scaberrimum	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0
secundum	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1
setosum	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0
stipoides	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0
trichopus	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0
viride	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0

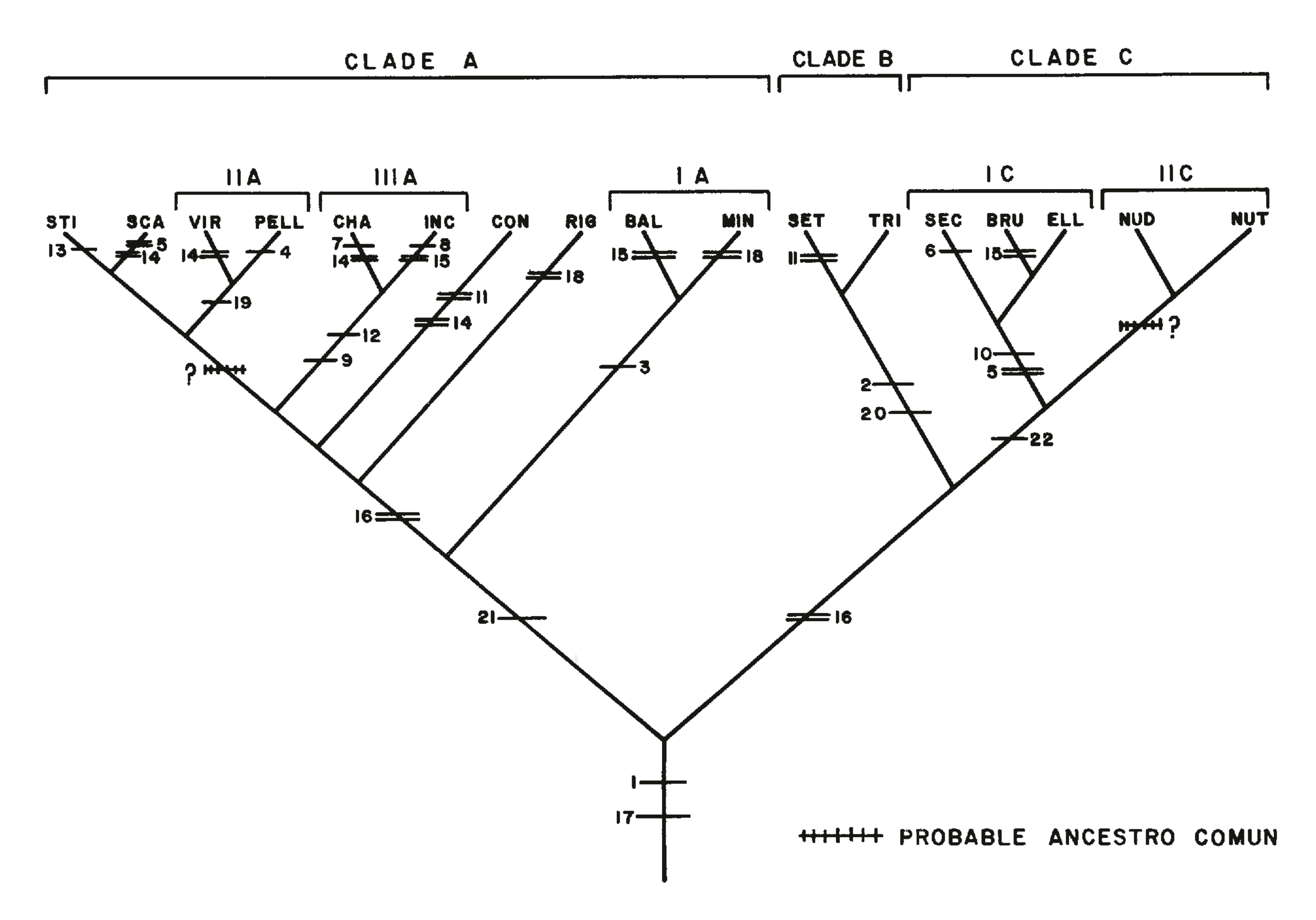


Fig. 2. Cladograma que muestra las especies de *Sorghastrum*. Barra sencilla = apomorfia, barra doble = homoplasia.

El primer grupo (IA) corresponde a *S. minarum* y *S. balansae* y está definido por la sinapomorfia "largo de la arista de más de 6 cm". A su vez, este grupo monofilético queda excluído del resto de las especies de *Sorghastrum* debido a la carencia de la sinapomorfia "tamaño del estoma en la cara abaxial menor de 30 µm".

El segundo grupo monofilético (IIA) está formado por *S. pellitum* y *S. viride.* Ambas especies comparten la sinapomorfia "período de floración en primavera", además de muchas similitudes y evidencias (formas intermedias) que sugieren posiblemente procesos de hibridización entre estas dos especies (Dávila, 1988). *S. pellitum* muestra la apomorfia "segunda gluma pubescente".

El tercer grupo (III A) que se observa en este cladograma está constituído por *S. chaseae* y *S. incompletum.* Se considera monofilético por compartir las sinapomorfias "aguijones de dos tipos" y "células intercostales cortas, redondeadas". Estas dos especies poseen características singulares y distintivas dentro del género. *S. chaseae* es la única especie en *Sorghastrum* que muestra un hábito trepador. Por otro lado, *S. incompletum* es la sola especie en *Sorghastrum* de duración anual. En ambos casos, sus características peculiares representan sus respectivas apomorfias.

El cuarto y último agregado del clade A, está formado por *S. stipoides, S. scaberrimum, S. rigidifolium* y *S. contractum.* Estas especies, de acuerdo con la información disponible, no comparten ninguna condición derivada o sinapomorfia.

El segundo clade (Clade B) es un grupo muy especializado y definido. Está formado por *S. setosum* y *S. trichopus*, que comparten las sinapomorfias "arista recta" y "habitat pantanoso o de turbera". Se sugiere que este clade representa una línea evolutiva muy avanzada que se ha establecido venturosamente en lugares cenegosos.

El tercer y último clade (Clade C) está formado por cinco especies primordialmente americanas y se considera un grupo distinto, por compatir la sinapomorfia "habitando en el hemisferio norte". Es importante tomar en cuenta que todas estas especies se distribuyen en Norteamérica. En este clade se distinguen dos grupos. El primero (IC), está formado por *S. elliottii, S. brunneum* y *S. secundum.* Con base en la apomorfia "inflorescencia unilateral" se define a *S. secundum* como un taxon más apartado de *S. elliottii* y *S. brunneum.* Finalmente, el último grupo (IIC) está formado por *S. nutans* y *S. nudipes* que probablemente comparten alguna condición derivada (desconocida en este trabajo). Además, estas dos especies son morfológicamente similares y quizá constituyen un grupo diferente, pero emparentado con el resto de las especies norteamericanas.

DISCUSION

Con toda esta información extraída del cladograma con más parsimonia, se propone la siguiente hipótesis de trabajo: *Sorghastrum minarum* y *S. balansae* (Clade IA) representan los taxa con menos condiciones apomórficas, por lo que estos taxa se consideran los más primitivos dentro de *Sorghastrum.* Es un grupo monofilético, en donde probablemente un taxon se originó a partir del otro. Parece ser que *S. balansae* probablemente se generó a partir de una línea evolutiva de *S. minarum.*

Dentro de este mismo clade, las especies *S. minarum* de Sudamérica y *S. rigidifolium* de Africa presentan la misma homoplasia. Tal condición homoplásica puede

interpretarse desde dos puntos de vista. En primer lugar la condición homoplásica puede expresar que la estrecha relación filogenética de *S. minarum* y *S. rigidifolium* es sólo aparente, debido a procesos evolutivos de paralelismo y convergencia principalmente. La segunda interpretación sugiere una real y estrecha relación filogenética entre la planta sudamericana y la africana. Cladísticamente, este último punto de vista resulta con más parsimonia y sugiere que *S. minarum* representa el linaje americano que está más relacionado a *S. rigidifolium*, que a su vez se reconoce como la más primitiva entre las dos especies africanas.

Con respecto a las especies americanas *S. chaseae* y *S. incompletum* (III A), se les considera estrechamente relacionadas. Con base en el probable lugar de origen del género *Sorghastrum* (ver Consideraciones Biogeográficas), *S. chaseae* posiblemente representa una línea evolutiva más primitiva que *S. incompletum*, de donde esta última especie eventualmente pudo haber surgido.

Los dos últimos grupos por mencionar, incluídos dentro del clade A son: el formado por *S. viride* y *S. pellitum* (II A) y uno posible constituído por *S. stipoides* y *S. scaberrimum*, aunque con la información disponible no hay evidencias que confirmen esta sugerencia. Estas especies son estrictamente sudamericanas y parecen formar un grupo de entidades bastante relacionadas, quizá hermanas.

El tercer clade (Clade C) está formado principalmente por especies norteamericanas. Se considera un grupo distinto por compartir la sinapomorfia "habitando en el hemisferio norte". Además en términos generales, todo este grupo de especies parecen mejor adaptadas a ambientes templados.

Por último tenemos al clade más distintivo de los tres existentes (Clade B), que está formado por las especies *S. setosum* y *S. trichopus*. Se sugiere que representa una línea evolutiva reciente y muy diferente del resto de las líneas evolutivas en *Sorghastrum*. La estrategia de este grupo parece haber estado encaminada a su establecimiento en lugares de suelo húmedo y pantanoso.

CONCLUSIONES

Sorghastrum minarum y *S. balansae* (IA) representan los taxa con el menor número de estados derivados. Por lo tanto, se consideran las especies más primitivas del género *Sorghastrum*. Este grupo es monofilético y probablemente *S. minarum* se originó a partir de alguna línea evolutiva de *S. balansae*. Dentro del mismo clade, *S. minarum* del continente americano y *S. rigidifolium* de Africa, muestran igual condición homoplásica. Se sugiere en este trabajo que *S. minarum* es la especie del Nuevo Mundo más relacionada con *S. rigidifolium*, la cual, a su vez, se considera como la más primitiva del Viejo Mundo.

Las especies americanas *S. chaseae* y *S. incompletum* están muy relacionadas. Se sugiere que *S. chaseae* posiblemente representa una condición más primitiva que *S. incompletum*. Consecuentemente, se considera que a partir de una línea evolutiva emergente de *S. chaseae*, se formó *S. incompletum*.

Las especies *S. viride* y *S. pellitum* están estrechamente relacionadas. Son muy similares en su morfología y se sugiere que comparten un antecesor común relativamente reciente. Por otro lado, *S. stipoides* y *S. scaberrimum* también parecen ser filogenética-

mente cercanas, sin embargo no se ha encontrado ninguna sinapomorfia en apoyo a esta hipótesis. En términos generales, estas cuatro especies están más relacionadas entre sí que con el resto de los taxa. En el cladograma, la línea punteada indica que a pesar de la carencia de alguna sinapomorfia que muestre la condición monofilética de estos cuatro elementos, se sugiere un antecesor común y reciente para todas ellas.

El tercer clade está formado por las plantas norteamericanas y se le considera como un grupo evolutivo más reciente que el anterior. Esto coincide con el patrón general de origen, radiación y migración de la tribu Andropogoneae, en el cual a excepción de algunos taxa, los géneros con especies distribuídas en ambos hemisferios, las pertenecientes al Nuevo Mundo, especialmente aquellas ubicadas en Norteamérica son de origen reciente. Sin embargo, no ha sido posible definir el punto de "unión" entre las especies sudamericanas y las norteamericanas. Con base en las áreas de distribución y en comparaciones morfológicas, la línea evolutiva perteneciente a *S. stipoides* parece ser la conexión más plausible con el hemisferio norte.

Sorghastrum nutans, especie ampliamente distribuída en el hemisferio norte del Nuevo Mundo, posiblemente se originó a partir de la línea evolutiva de *S. stipoides*. El cladograma obtenido muestra que *S. nudipes* es probablemente una línea relativamente reciente que emerge a partir del acervo genómico de *S. nutans*.

Un grupo monofilético bien definido es el formado por *S. elliottii, S. brunneum* y *S. secundum*. Las primeras dos especies están más relacionadas entre sí que con *S. secundum*. Esta última es probablemente de origen reciente y vive principalmente en Florida. Por otro lado, *S. elliottii* tiene un área de distribución más amplia, se localiza en el sureste de los Estados Unidos, rodeando a los Apalaches, pero está ausente en Florida. Finalmente, *S. brunneum* se localiza principalmente en la vertiente oriental de México, así como en el norte de Centro América. Se sugiere que posiblemente *S. brunneum* o algún grupo muy cercano a esta especie, fueron la fuente genética a partir de la cual se formaron *S. elliottii* y *S. secundum*.

Sorghastrum setosum del continente americano y *S. trichopus* de Africa parecen estar filogenéticamente muy relacionadas. Tales taxa representan el conjunto más avanzado dentro del género *Sorghastum*. Sin embargo, no se vislumbra claramente el posible antecesor de este grupo, así como su relación con el resto de las especies.

CONSIDERACIONES BIOGEOGRAFICAS

Sorghastrum comprende 17 especies localizadas tanto en Africa como en América (Fig. 3). Ocho entidades son estrictamente sudamericanas (*S. minarum, S. balansae, S. contractum, S. chaseae, S. pellitum, S. viride, S. scaberrimum* y *S. stipoides*). Dos especies sólo se conocen de Africa (*S. rigidifolium* y *S. trichopus*). Dos se distribuyen en México, Centroamérica y Sudamérica (*S. incompletum* y *S. setosum*). Una especie se localiza en México y Centroamérica (*S. brunneum*). Finalmente, cuatro taxa están restringidos a Norteamérica (*S. elliottii, S. secundum, S. nudipes* y *S. nutans*).

No es posible ofrecer por el momento una explicación razonable de las rutas de migración del género, así como de los patrones de distribución de cada una de las especies. Sin embargo, con base en los resultados del análisis filogenético anterior, así como la



Fig. 3. Distribución del género *Sorghastrum* en el mundo.

actual y posible distribución pasada de los taxa, se intentan a este respecto algunas consideraciones.

En primer término, *Sorghastrum* probablemente se originó a partir de un grupo ancestral, que bien pudo ser *Sorghum* o algún linaje cercano a este género. El surgimiento de *Sorghastrum* pudo haber ocurrido en lo que actualmente corresponde al este de Sudamérica y/o el oeste de Africa. Esta hipótesis se basa en los resultados del análisis filogenético, indicador del hecho de que las especies más primitivas, *S. minarum* y *S. balansae* (que habitan el este de Sudamérica), están estrechamente relacionadas con *S. rigidifolium* (que vive en el oeste de Africa).

Como segundo punto se propone que a raíz de ulteriores movimientos de migración y consecuente radiación de *Sorghastrum* en Sudamérica, se formó un nuevo acervo de especies en esa masa continental. Como se ve en el cladograma, *S. stipoides, S. scaberrimum, S. viride, S. pellitum* y *S. contractum* están filogenéticamente relacionadas, además de que muy frecuentemente presentan áreas de distribución sobrepuestas. De ahí cabe deducir que, probablemente, la zona donde habitan estos taxa sudamericanos representa un antiguo centro de especiación para el género *Sorghastrum*.

En tercer término, se observa que algunas especies estrechamente ligadas entre sí presentan patrones de distribución disyuntos. *S. setosum*, planta ampliamente distribuída en el continente americano, está filogenéticamente relacionada con la especie africana, *S. trichopus*. También, *S. chaseae* de Sudamérica está muy vinculada a *S. incompletum*, que habita en México y Centroamérica. Estas disyunciones de taxa emparentados, sugieren

que habita en México y Centroamérica. Estas disyunciones de taxa emparentados, sugieren tres hipótesis. En primer término que los posibles antecesores tuvieron que habitar en lugares geográficamente intermedios con respecto a los actuales sitios de distribución de estas especies. También puede pensarse que el área fue originalmente continua para interrumpirse con posterioridad. Finalmente, también existe la posibilidad de dispersión a larga distancia. Por las características del grupo y la historia geológica del área en cuestión, la segunda y tercera hipótesis parecen menos plausibles, por lo tanto, aquella que sugiere la existencia de antecesores en lugares geográficamente intermedios parecería más adecuada. En consecuencia, este razonamiento dirige la atención hacia problemáticas ligadas con la tectónica de placas. Desafortunadamente, debido a la falta de información comparativa no se puede llegar a mayores inferencias con respecto a este tema.

Como cuarto y último punto, se sugiere que las especies norteamericanas representan un grupo de formación relativamente reciente. Como se ha indicado anteriormente, no existe indicio que señale a algún taxon como el elemento conectivo entre Norte y Sudamérica.

Las explicaciones más convenientes con respecto a las relaciones biogeográficas de las especies de *Sorghastrum* pueden ser muy variadas. Fenómenos de migración, posibles procesos de dispersión de larga distancia y principalmente tectónica de placas, deben tomarse en cuenta. Sin embargo, la carencia de registros fósiles, aunada a la falta de información comparativa de otros taxa emparentados impiden llegar a conclusiones más precisas.

AGRADECIMIENTOS

Gracias a los Dres. Fernando Chiang Cabrera, Thomas Wendt y Jerzy Rzedowski, así como a los revisores anónimos por su amabilidad en leer y corregir este trabajo.

LITERATURA CITADA

Celarier, R. P. 1959. Cytotaxonomy of the Andropogoneae IV. Subtribe Sorgheae. Cytologia 24(3): 285-303.

Clayton, W. D. 1972. The awned genera of Andropogoneae. Studies in the Gramineae. Kew Bull. 27(3): 457-474.

Clayton, W. D. y S. A. Renvoize. 1986. Genera graminum. Grasses of the World. Kew Bull. Add. Series XIII. Londres. 389 pp.

Dávila A., P. 1988. Systematic revision of the genus *Sorghastrum* (Poaceae: Andropogoneae). Tesis Doctoral. Iowa State University. Ames, Iowa. 333 pp.

Duncan, T. y T. F. Stuessy. 1984. Cladistics: Perspectives on the reconstruction of evolutionary history. Columbia University Press. Nueva York. 312 pp.

Funk, V. A. y T. F. Stuessy. 1978. Cladistics for the practicing plant taxonomist. Syst. Bot. 3: 159-178.

Hartley, W. 1958. Studies on the origin, evolution and distribution of the Gramineae. I. The tribe Andropogoneae. Austral. J. Bot. 6: 111-128.

Hennig, W. 1950. Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. Deutscher Zentralverlag. Berlin.

Hennig, W. 1966. Phylogenetic systematics. D. Dwight Davis and Rainer Zangerl, Tr. University of Illinois Press. Urbana.

Keng, Y. L. 1939. The gross morphology of Andropogoneae. Sinesia 10: 273-343.

Metcalfe, C. R. 1960. Anatomy of the monocotyledons. Vol. I. Gramineae. Clarendon Press. Oxford. 731 pp.

Nash, G. V. 1901. Poaceae (pars.). In: Britton, N. L. Manual of the Flora of the Northern States and Canada. Henry Holt and Co. Nueva York. 638 pp.

APENDICE

Lista y distribución general de las 17 especies reconocidas del género *Sorghastrum.*

1. *Sorghastrum balansae* (Hackel) Dávila .... Brasil, Paraguay
2. *Sorghastrum brunneum* Swallen .... México, Centroamérica
3. *Sorghastrum chaseae* Swallen .... Brasil
4. *Sorghastrum contractum* (Hackel) Kuhl. & Kuhn .... Brasil, Guyana
5. *Sorghastrum elliottii* (Mohr) Nash .... Estados Unidos
6. *Sorghastrum incompletum* (Presl) Nash .... México, Centroamérica, Colombia, Venezuela
7. *Sorghastrum minarum* (Nees) Hitchcock .... Argentina, Paraguay, Bolivia, Brasil
8. *Sorghastrum nudipes* Nash .... México
9. *Sorghastrum nutans* (L.) Nash .... Canadá, Estados Unidos, México
10. *Sorghastrum pellitum* (Hackel) Parodi .... Argentina, Brasil, Paraguay, Uruguay
11. *Sorghastrum rigidifolium* (Stapf) Chippindall .... Senegal, Malí, Volta, Nigeria, Rep. Dem. Afr., Etiopía, Sudáfrica
12. *Sorghastrum scaberrimum* (Nees) Herter .... Brasil
13. *Sorghastrum secundum* (Elliott) Nash .... Estados Unidos

14. *Sorghastrum setosum* (Grisebach) Hitch. .... México
Centroamérica
Caribe
Colombia
Venezuela
Brasil
Uruguay
Paraguay
Bolivia
Argentina

15. *Sorghastrum stipoides* (HBK.) Nash .... Colombia
Venezuela
Perú
Bolivia
Argentina
Brasil

16. *Sorghastrum trichopus* (Stapf) Pilger .... Angola
Bechuanalandia
Rodesia
Zambia
Sudáfrica

17. *Sorghastrum viride* Swallen .... Argentina
Brasil
Paraguay
Uruguay

Acta Botánica Mexicana (1991), 14:75-87

EVALUACION DE LA REPRODUCCION POR SEMILLA DE LA PITAYA AGRIA (*STENOCEREUS GUMMOSUS*) EN BAJA CALIFORNIA SUR, MEXICO[1]

JOSE LUIS LEON DE LA LUZ
RAYMUNDO DOMINGUEZ CADENA

Centro de Investigaciones Biológicas de
Baja California Sur, México
Apdo. Postal 128
La Paz, Baja California Sur, 23000

RESUMEN

La pitaya agria (*Stenocereus gummosus*), es una especie que presenta una amplia distribución en la península de Baja California y exhibe los siguientes rasgos característicos: a) un tipo de crecimiento decumbente, lo que facilita que eventualmente se generen de manera vegetativa otros individuos; b) no obstante que produce una significativa proporción de frutos con semillas viables, su propagación parece ser exclusivamente vegetativa. El objetivo del presente trabajo es el de indagar en el conocimiento de la potencialidad de la reproducción por semilla de esta especie. Entre otros resultados se encontró que la fase de fruto sólo es alcanzada por 30% de las yemas florales generadas. Para ser facilitada, la germinación presenta la particularidad de que las semillas requieren de lavado de su cubierta arilosa y de escarificación. El paso a través del tracto digestivo de aves consumidoras del fruto parece ser el mejor procedimiento para favorecerla. La inversión energética aportada en la floración y fructificación es sin duda elevada; esto sólo parece justificarse considerando que una fracción de las semillas puede formar, en su oportunidad, adultos maduros y así contribuir a la variabilidad genotípica de la población.

ABSTRACT

The sour pitaya (also cactus dagger, *Stenocereus gummosus)* is a widely distributed species along the Baja California peninsula. This species shows the following characteristic features: a) a decumbent growth, which allows vegetative dispersion; b) in spite of producing a relative high proportion of fruits with viable seeds, propagation pattern seems to be by the asexual way exclusively. The goal of this work is to contribute to the knowledge of seed reproduction potential in this species. Among other results it was found that only 30% of the floral buds become fruits. Germination requires a wash of the arillate cover and a light scarification. Seed ingestion by certain birds increases the efficiency of germination. The energy invested by each plant to flower and to the fruit production must be high, and it can be justified only if we assume that a fraction of the seeds are able to develop mature individuals and maintain the genetic diversity of the population.

[1] El presente estudio fue llevado a cabo con financiamiento SPP-CONACYT, por medio del proyecto P218CCOC880549.

INTRODUCCION

La pitaya agria [*Stenocereus gummosus* (Engelm.) Gibson & Horak] es una de las especies fisonómicamente dominantes y de presencia más constante en las comunidades xerófilas de la península de Baja California. Sus poblaciones se ubican desde el nivel del mar hasta aproximadamente 800 m de elevación (Hastings et al., 1972). Su área de distribución comprende numerosas variantes de los climas secos BW y BS (García, 1973). El fruto es comestible, y en cierto grado se comercializa en algunas poblaciones de la Península. Relatos históricos y estudios etnobotánicos la refieren como recurso alimenticio importante para los naturales del Desierto Sonorense (Felger y Moser, 1985).

A la fecha se han realizado pocos estudios ecológicos acerca de la especie, destacando el efectuado por Nobel (1980) en relación con la variación de su altura, la cual es proporcional a la de las especies asociadas en cada comunidad dentro de su área de distribución.

La propagación de la pitaya agria es muy particular, pues los individuos presentan en ocasiones hasta más de un centenar de ramificaciones decumbentes; algunas ramas que logran tocar el suelo desarrollan raíces adventicias, que posteriormente proporcionan autonomía a las mismas ramas, generando así nuevos individuos. A pesar de la alta producción de semillas viables, no ha sido posible reconocer en el campo individuos desarrollados a partir de éstas. El patrón reproductivo parece ser, mayoritariamente, el vegetativo.

El presente estudio estima la potencialidad de la reproducción sexual en una población de esta especie, misma que se evalúa por el número de botones florales generados, así como de flores y frutos logrados. Se analiza también la germinación de las semillas y discute sobre las oportunidades de sobrevivencia en la crítica etapa de plántula. Los resultados aquí presentados constituyen la primera información escrita sobre características reproductivas de *S. gummosus*.

METODOLOGIA

Descripción del área

El trabajo se desarrolló en el predio "El Comitán", situado hacia el oeste de la Bahía de La Paz, Baja California Sur, México (Fig. 1). La vegetación se ubica en los límites del desierto sarcocaule (desierto Sonorense) y el matorral árido-tropical, típico de la región del Cabo (Shreve, 1937; Shreve y Wiggins, 1964; Wiggins, 1960, 1980). Rzedowski (1978), en escala nacional, la engloba dentro del bosque tropical caducifolio; sin embargo, no corresponde exactamente al concepto fisonómico que del mismo se tiene en México. En esta localidad *S. gummosus* es una especie dominante, otras de importancia son: *Opuntia cholla, Jatropha cinerea, J. cuneata, Atamisquea emarginata, Maytenus phyllanthoides, Fouquieria diguetii* y *Pachycereus pringlei.*

El cuadro 1 resume los datos de temperatura y precipitación para 44 años obtenidos de la estación meteorológica de la Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos de la Cd. de La Paz, ubicada a unos 15 km al este de la zona de trabajo. El mismo cuadro

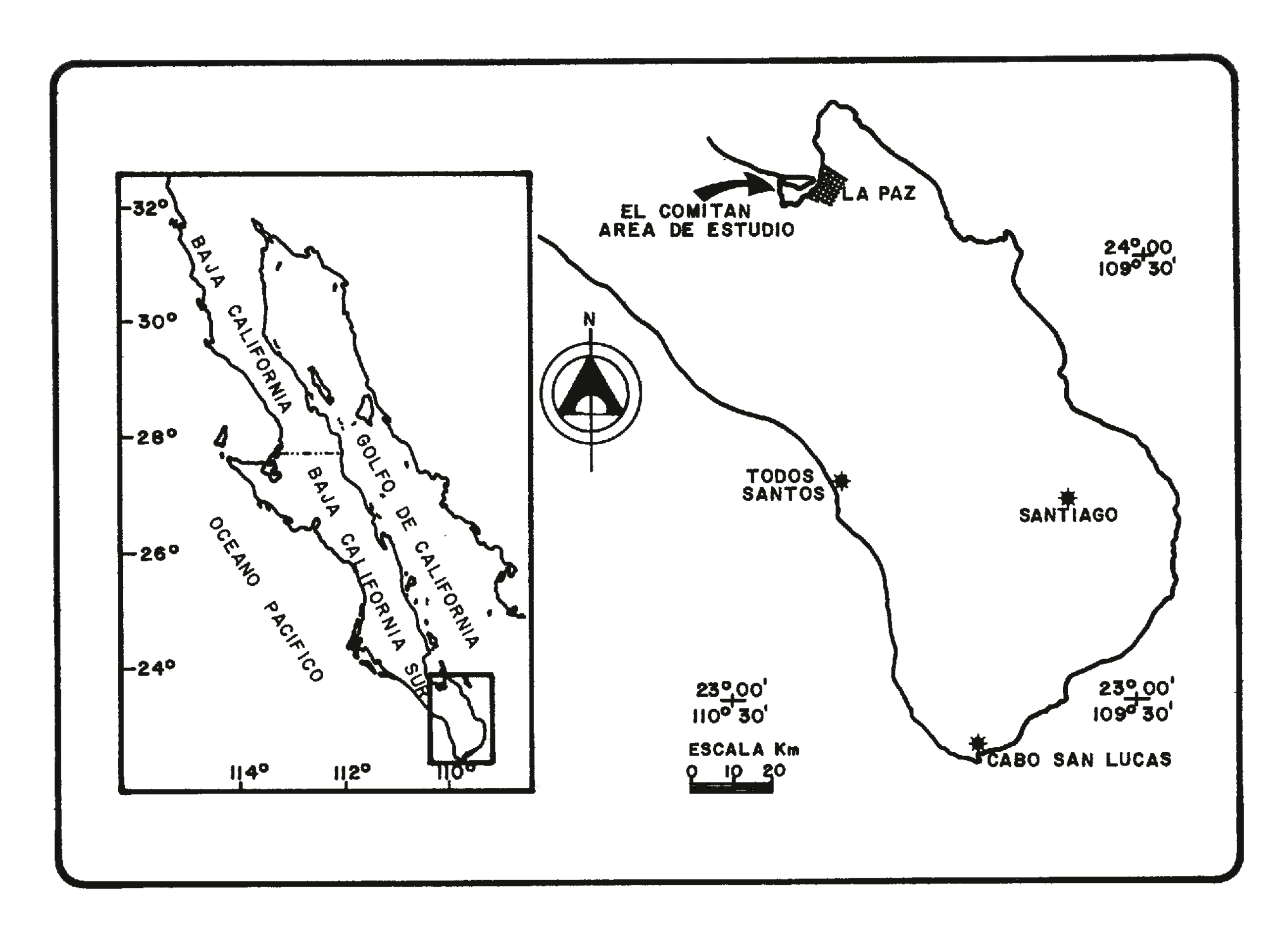


Fig. 1. Localización del área de estudio.

Cuadro 1. Temperatura media anual (°C), y precipitación pluvial total (mm) para el área de "El Comitán", ubicada dentro de la Bahía de La Paz, Baja California Sur, para un período de 44 años. Los datos provienen de la estación meteorológica de la Paz, B.C.S. El cuadro inferior exhibe datos de temperatura y precipitación para el año de las observaciones fenológicas; invierno y verano son las únicas temporadas que presentan lluvias.

1942-1986	x̄	desv. st.	intervalo
Temperatura	23.5 °C	4.6	2-43.5 °C
Precipitación	170.9 mm	111.0	0-410.2 mm

1988	Invierno (enero-marzo)	Verano (julio-octubre)
Temperatura	19.9 °C	29.4 °C
Precipitación	inapreciable	15 mm

presenta datos para el año de estudio. El clima, de acuerdo con la carta de la Secretaría de Programación y Presupuesto (1980), corresponde a la fórmula BW(h')hw(x') (muy seco, cálido, con precipitación invernal superior a 10%, e invierno fresco); la distribución de la lluvia en esta área es bimodal, el período con mayor precipitación se presenta en el verano, el otro es invernal; en la región no se presentan heladas, enero y agosto registran las temperaturas medias extremas con 18 y 30 °C respectivamente. El sitio de observaciones se ubica topográficamente en una planicie costera aluvial (Hammond, 1954), con una pendiente de 4% como promedio; el suelo es de textura arenosa, correspondiente al tipo regosol eútrico (Secretaría de Programación y Presupuesto, 1981).

Muestreo

Se eligieron 10 individuos de la especie, con un número de brazos que varió de 10 a 109, dentro de un transecto con orientación norte-sur de 500 m de longitud. Se efectuaron las siguientes determinaciones durante 34 fechas de registro (13 de junio a 7 de noviembre de 1988):

a) Se anotó la distancia entre el sitio de aparición de cada botón floral al ápice del brazo o rama correspondiente. Se monitoreó su desarrollo hasta la aparición de la flor y su eventual transformación en fruto. Se registró el aborto o muerte de los botones y flores que no completaron su desarrollo.

b) Se colectaron 25 frutos maduros, cada uno de diferente individuo, con la finalidad de evaluar las posibles relaciones entre el diámetro y su peso, así como con el de las semillas (peso promedio, peso total y cuantía por fruto).

c) Se obtuvieron semillas de pitaya agria en el excremento del "carpintero de Gila" *(Melanerpes uropygialis*: Aves, Picidae), que es uno de los más activos consumidores del fruto. Estas semillas se indujeron a germinar comparándolas con otras extraídas directamente del fruto, con y sin su cubierta arilosa. La prueba consistió en colocar dentro de cajas de Petri 30 semillas tratadas por la vía digestiva del ave y 50 obtenidas del fruto sin cubierta arilosa (lavadas con agua). El diseño constó de nueve repeticiones. El testigo consistió en 50 semillas con arilo. Cada grupo de semillas se saturó con agua destilada en papel filtro. Se indujo la germinación a un fotoperíodo de doce horas bajo luz fluorescente (420 micro Einsteins m^2/s), dentro de un intervalo de 25 a 30 °C Se dieron por terminadas las observaciones al cabo del undécimo día.

d) Con la finalidad de estimar su fragilidad, doce plántulas de dos meses de edad, aún con hojas cotiledonares, fueron pesadas y luego expuestas a desecación por 14 días a temperatura de laboratorio (18 a 30 °C), al término de ese período se registró su pérdida de agua. Se les devolvió nuevamente a un medio hidratante y al cabo de otros 14 días se determinó su ganancia en agua. Este experimento se repitió 3 veces consecutivamente (= 98 días).

RESULTADOS

De acuerdo con los lineamientos del inciso anterior se obtuvo la siguiente información:

a) El cuadro 2 resume las proporciones absolutas y relativas de los eventos fenológicos presentados dentro del tiempo considerado. Las correlaciones lineales (r) entre el número de brazos por individuo son: a) con el número de botones producido, de 0.70, b) con el de frutos logrados, de 0.68, y c) con el total de abortos, de 0.71.

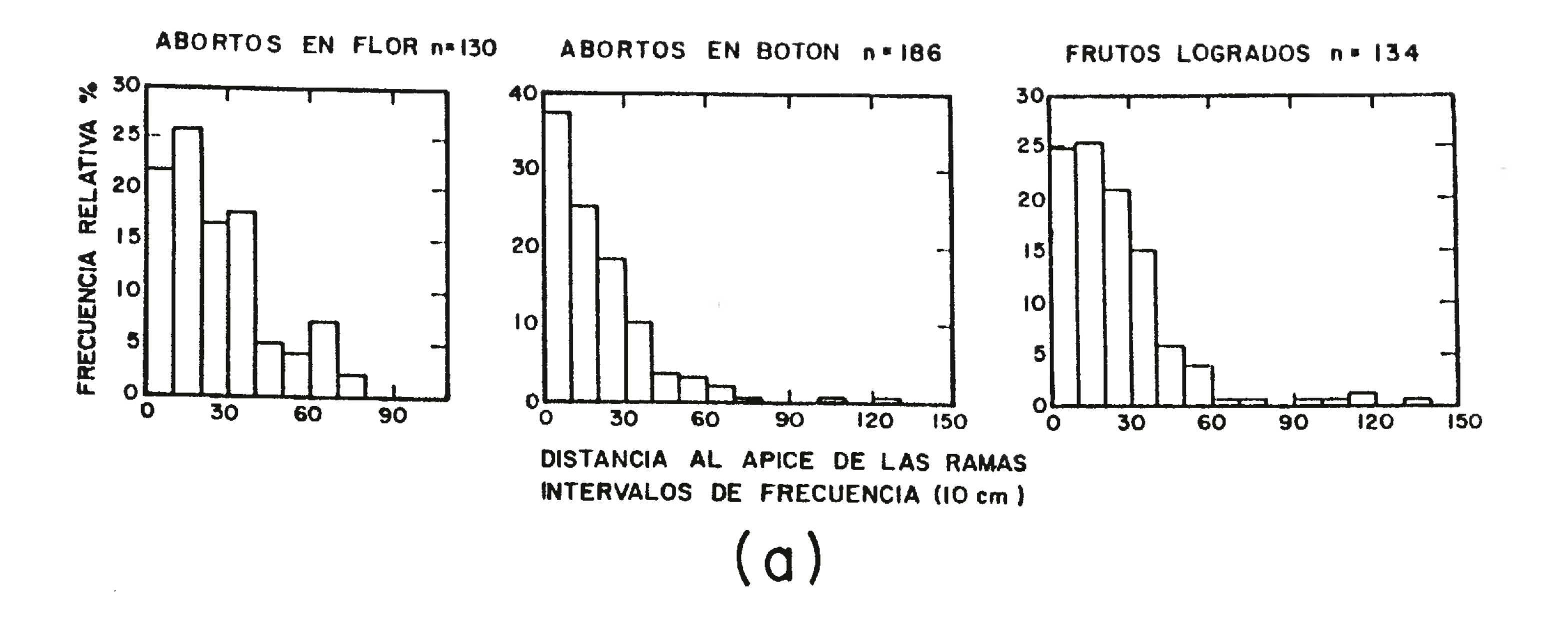
En la figura 2a se muestra que la mayor proporción de botones florales, así como su consecuente desarrollo hasta fruto, y la mayor proporción de abortos en botón floral y en alguna fase floral, se presentaron en las porciones de los brazos cercanas al ápice. Para los casos analizados en la misma figura, entre 64% y 80% de tales eventos se presentan en los 30 cm próximos al meristemo apical de los brazos.

La figura 2b muestra comparativamente el número total de botones producidos y los que lograron llegar a fruto, a diferentes intervalos de distancia en los brazos en relación con el ápice. Es notable que si bien en números absolutos se presentan más frutos hacia los ápices, los mismos se logran a costa de un gran número de abortos, lo que seguramente implica un elevado costo energético para la planta.

b) El cuadro 3 exhibe las características de los frutos muestreados. Como puede apreciarse, existe una amplia variación en las dimensiones de los frutos maduros así como

Cuadro 2. Resumen de los eventos fenológicos en diez individuos de "pitaya agria" [*Stenocereus gummosus* (Engelm.) Gibson & Horak] en el período del 13 de junio al 7 de noviembre de 1988 en un área de la Bahía de La Paz, Baja California Sur, México. Para la floración 1 indica incipiente, 2 plena, y 3 madura o senecente.

	número de ramas	botones florales producidos	floración			frutos	abortos	
			1	2	3		en botón	en flor
total	565	454	264	180	158	134	186	130
promedio por individuo		45.4	26.4	18	15.8	13.4	18.6	13
desviación estándar		56	35.9	21.6	20.9	18.6	21.8	18.6
intervalo	10-109	4-193	1-125	0-76	0-72	0-63	1-63	1-62
%		100	58.4	39.8	34.9	29.6	41.1	28.7



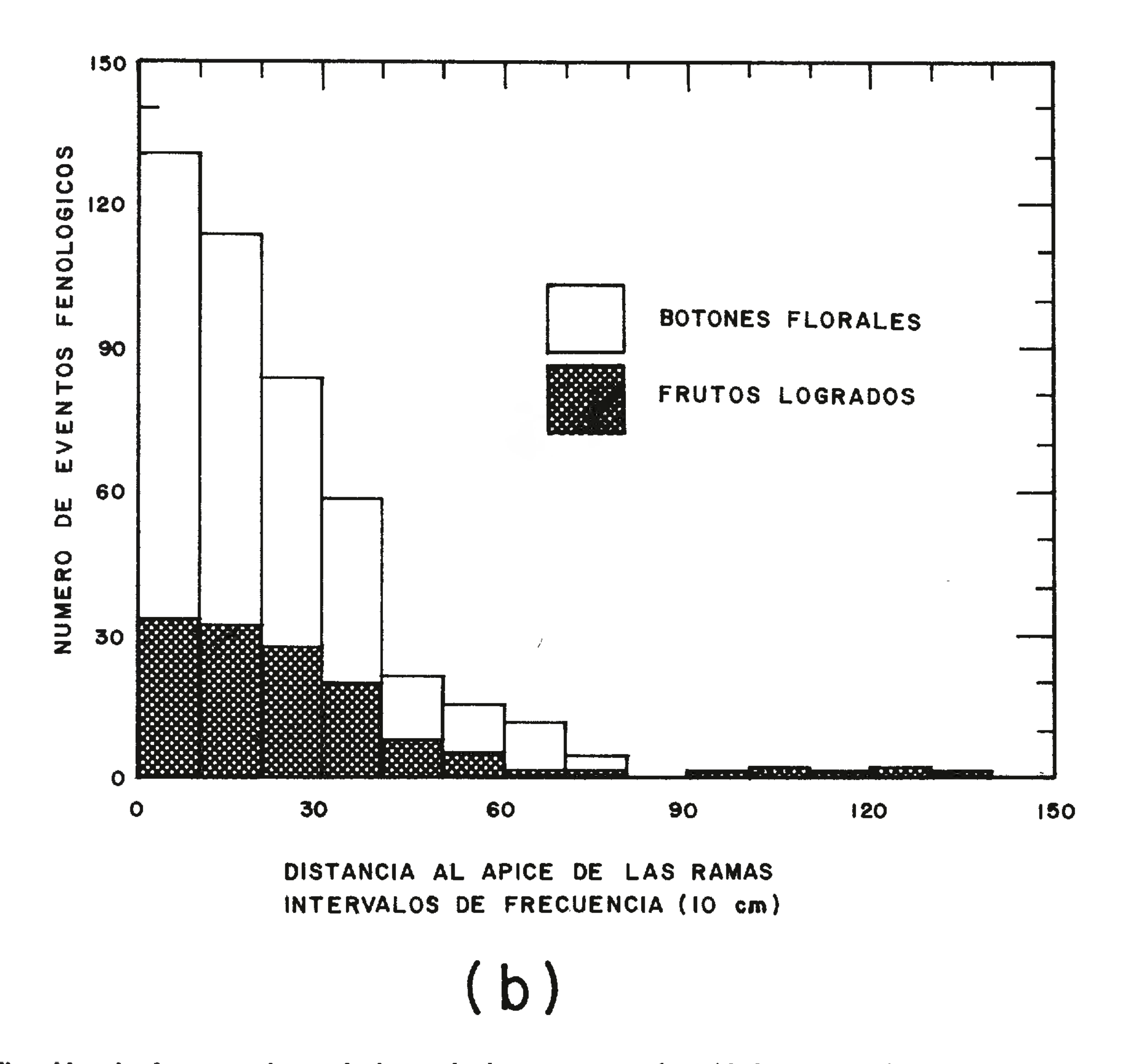


Fig. 2. a) Distribución de frecuencias relativas de los eventos fenológicos señalados con respecto a su aparición en los brazos o ramas de la "pitaya agria" [*Stenocereus gummosus* (Engelm.) Gibson & Horak] en un área de la Bahía de La Paz, Baja California Sur. b) Proporción entre el número total de botones florales producidos y el número de frutos logrados de acuerdo con la división de las clases consideradas.

Cuadro 3. Características de 25 frutos y sus respectivas semillas de "pitaya agria" [*Stenocereus gummosus* (Engelm.) Gibson & Horak] de un área de la Bahía de La Paz, Baja California Sur, México. El peso (gr) y el diámetro (cm) de los frutos se determinó sin las espinas. La parte inferior del cuadro muestra la matriz de regresiones lineales (r) entre las características del fruto.

		$\bar{x}$	desv. st.	intervalo
frutos	diámetro	4.2	1.54	3.1-6.3
	peso	40.4	25.71	22.4-120.7
	número	674	499	52-1566

		fp	sn	spp	spt
frutos	diámetro	0.95	0.63	0.03	0.68
	peso (fp)		0.69	0.01	0.74
semillas	número (sn)			0.08	0.94
	peso promedio (spp)				0.22
	peso total (spt)				

Cuadro 4. Resultados de los ensayos de germinación de semillas de "pitaya agria" [*Stenocereus gummosus* (Engelm.) Gibson & Horak]. Los ensayos se efectuaron con nueve repeticiones y un testigo. La medida ($\bar{x}$), y la desviación estándar (desv. st.) corresponden a la de los valores porcentuales. El cuadro inferior muestra la viabilidad de las semillas no germinadas al cabo de once días, esta prueba se realizó con una solución a 1% de 2-3-5 cloruro de trifeniltetrazolio.

		$\bar{x}$	desv. st.	intervalo
semillas recuperadas en excretas de *Melanerpes uropygialis*	(n=30)	83.2	10.3	23-28
Semillas lavadas con agua	(n=50)	22.4	27.5	0-36
Semillas con restos de arilo (testigo)	(n=50)	0	0	0

Prueba de viabilidad de las semillas no germinadas		
semillas excretadas	85 %	viables
semillas lavadas	90 %	viables
testigo	0 %	viables

en el número de semillas desarrolladas. La mejor correlación entre el fruto y las semillas se encuentra entre el diámetro y el peso (fp) de aquel vs. el peso total (spt) de éstas (0.68 y 0.74, respectivamente), las relaciones entre el peso promedio de las semillas (spp) con el resto de los parámetros rindieron los coeficientes (r) más bajos.

c) En el cuadro 4 se exponen los resultados de las pruebas de germinación. Puede apreciarse la homogeneidad en los porcentajes de germinación alcanzados con las semillas obtenidas de las excretas del "carpintero de Gila", mientras que las lavadas muestran heterogeneidad en tales niveles y menores porcentajes de germinación. Por otro lado, los restos de arilo, presentes en el testigo, favorecieron el desarrollo de mohos; al probar su viabilidad con la solución de tetrazolio ésta resultó negativa en 100%. Lo anterior sugiere que las semillas pueden germinar sólo si se les retira el arilo.

d) La figura 3 muestra los promedios de pérdida y ganancia de agua en las plántulas sometidas a procesos de deshidratación y rehidratación continua. De las 12 plántulas originales, sólo 2 murieron, el resto toleró el ensayo.

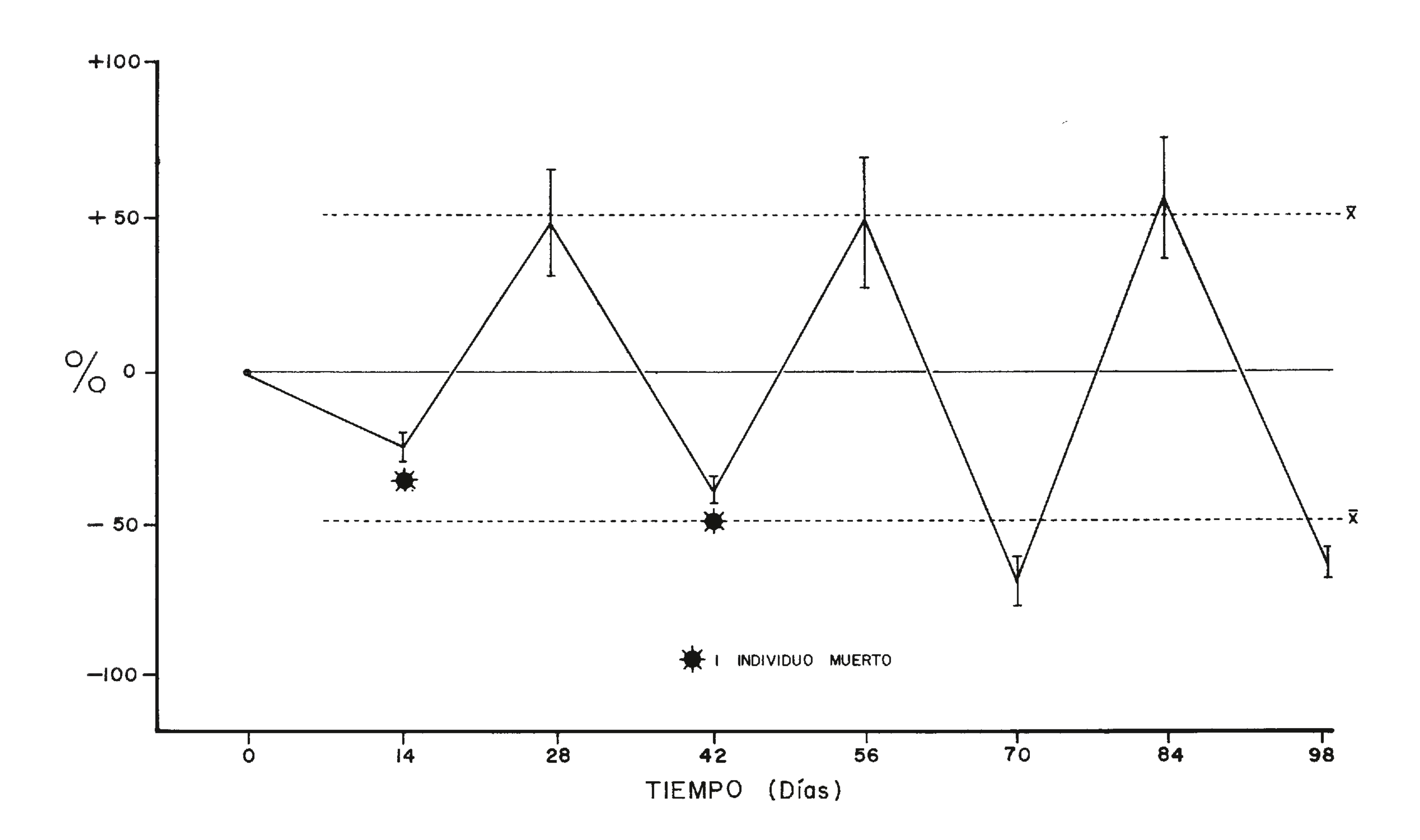


Fig. 3. Porcentaje de pérdida y ganancia de agua de 12 plántulas de "pitaya agria" [*Stenocereus gummosus* (Engelm.) Gibson & Horak], mismas que fueron sometidas, por espacio de 14 días, a procesos de deshidratación y rehidratación en condiciones de laboratorio. En el ensayo sólo murieron 2 plántulas.

DISCUSION

Generación de botones florales

Durante el año previo a los muestreos el área de "El Comitán" no recibió precipitación pluvial de consideración (ver cuadro 1). La respuesta de los patrones fenológicos al medio circundante no parece ser homogénea en el grupo de las cactáceas; por ejemplo, para uno de los cactos mejor conocidos, el saguaro *(Carnegiea gigantea)*, Humphrey (1975) concluye que la producción de flores disminuye a causa de períodos prolongados de sequía; Brum (1973) encuentra que en los márgenes de su distribución geográfica el saguaro exhibe menos flores que en habitats que le son más favorables; de manera opuesta, Schmidt y Buchman (1986) consideran que la producción floral resulta poco alterada por los niveles de precipitación de temporadas previas; Steenberg y Lowe (1977) atribuyen a las bajas temperaturas un decidido efecto limitativo en la floración de esta misma especie. Un programa de monitoreo por varios años sobre la producción de botones, flores y frutos de *S. gummosus*, en relación con parámetros del medio, permitirá conocer los factores, y sus niveles, que afectan dicha producción. Este tópico de investigación está en proceso.

De acuerdo con la distribución de frecuencias mostrada en la figura 2a, se manifiesta que existe una activa competencia por asignación de recursos entre los mismos botones de las areolas floríferas próximas al ápice de los brazos. En este sitio ocurre a la vez la mayor densidad de abortos, tanto en botón como en fase floral, y se presenta también el mayor desarrollo de frutos; tal hecho deriva de la interpretación de la figura 2b, que muestra la mejor efectividad de desarrollo hasta fruto en los botones distales, pero la misma requiere abordarse desde una perspectiva fisiológica.

Polinización

Como el resto de las especies de la tribu Pachycereae, las flores de la pitaya agria son noctumas (aunque no se realizaron determinaciones específicas, se estima que abren en las primeras horas de la madrugada para marchitarse hacia la mitad de la mañana). Bravo (1978, pág. 52) designa a este tipo de flores como "nocturnas de tubo receptacular largo", mismas que son polinizadas por insectos. Es posible que los murciélagos también contribuyan en el proceso. Siendo las cactáceas típicamente alógamas, la producción de semillas viables es una función directa de la actividad de los polinizadores. Por otra parte, es interesante hacer notar que en todas las flores muestreadas se encontraron escarabajos de la familia Nitidulidae, mismos que son comunes en áreas desérticas, y en menor proporción Cantharidae, e inclusive moscas de la familia Drosophilidae. Tal idea es consistente con la notoria variación en el número de semillas encontradas por fruto (ver cuadro 3). Parker (1987) encuentra también para *Stenocereus thurberi* una amplia variación tanto en las dimensiones del fruto como en el número de semillas producidas.

Consumo de semillas

Las observaciones de campo mostraron que el fruto es consumido tanto por vertebrados como por invertebrados. Se observó que los roedores abren las semillas

para aprovechar su contenido (en el sitio se encuentran especies de *Perognathus, Ammospermophilus, Dipodomys* y otros, como consumidores potenciales). Algunas especies de hormigas son también consumidoras activas, almacenan primero las semillas en sus colonias y posteriormente se alimentan de ellas; pero si alguna semilla almacenada en tales condiciones lograse germinar, difícilmente podría tener las condiciones adecuadas para su desarrollo. Las aves consumidoras de frutos (principalmente paserínidos e ictéridos) favorecen la dispersión de semillas, pues sólo aprovechan el contenido de los restos arilados que cubren cada una de las mismas, el paso por su tracto digestivo les proporciona escarificación. Posiblemente el consumo por lacertilios presente el mismo efecto; de éstos, se han encontrado semillas de cactáceas en estómagos de *Dipsosaurus dorsalis* y *Ctenosaura hemilota*. El análisis del cuadro 4 sustenta esta idea.

Establecimiento de plántulas

Si se toma en consideración los pasos que se suceden desde la formación de la yema florífera hasta la imbibición de la semilla y la emergencia de la radícula, la semilla requiere sortear numerosos obstáculos para llegar hasta la fase de germinación. Posteriormente, durante el establecimiento de la plántula, la sequedad del medio impide constantemente el desarrollo de las subsiguientes etapas. La severidad queda atenuada si la plántula se ubica en un sitio con microclima favorable, que la resguarde durante algunos años mientras alcanza plena autonomía. El microclima lo proporciona el abrigo de los componentes arbóreos y arbustivos de la vegetación que actúan como "nodrizas" (Turner et al., 1966). Tal condición posiblemente también debe combinarse con factores ambientales favorables, como alta pluviosidad y reducción de temperaturas extremosas (ver Jordan y Nobel, 1981; 1982). La prueba realizada con plántulas de *S. gummosus* (Fig. 4) puede dar una idea de la capacidad de este estadío para resistir la adversidad del medio natural donde habita la especie. No obstante, faltan pruebas de campo para determinar con claridad los alcances de tal generalización.

Modelo de flujo numérico

Basándose en los datos del cuadro 2 se elaboró un modelo de flujo numérico de los eventos fenológicos, mismo que se expone en la figura 4. Para el efecto se partió del número de botones florales producidos hasta la estimación de la viabilidad de las semillas. Sin embargo, las etapas de depredación así como la valoración de los sitios propios para su desarrollo están, por el momento, fuera del alcance del presente trabajo.

CONCLUSIONES

Steenberg y Lowe (1977) y Parker (1987, 1988) enfatizan en sus trabajos la importancia de la determinación del tamaño mínimo reproductivo del saguaro, de la pitaya dulce *(Stenocereus thurberi)*, y de la senita *(Lophocereus schottii)* respectivamente. Sin embargo, dado el crecimiento decumbente de la pitaya agria y su dispersión vegetativa, no es posible compararla en este sentido.

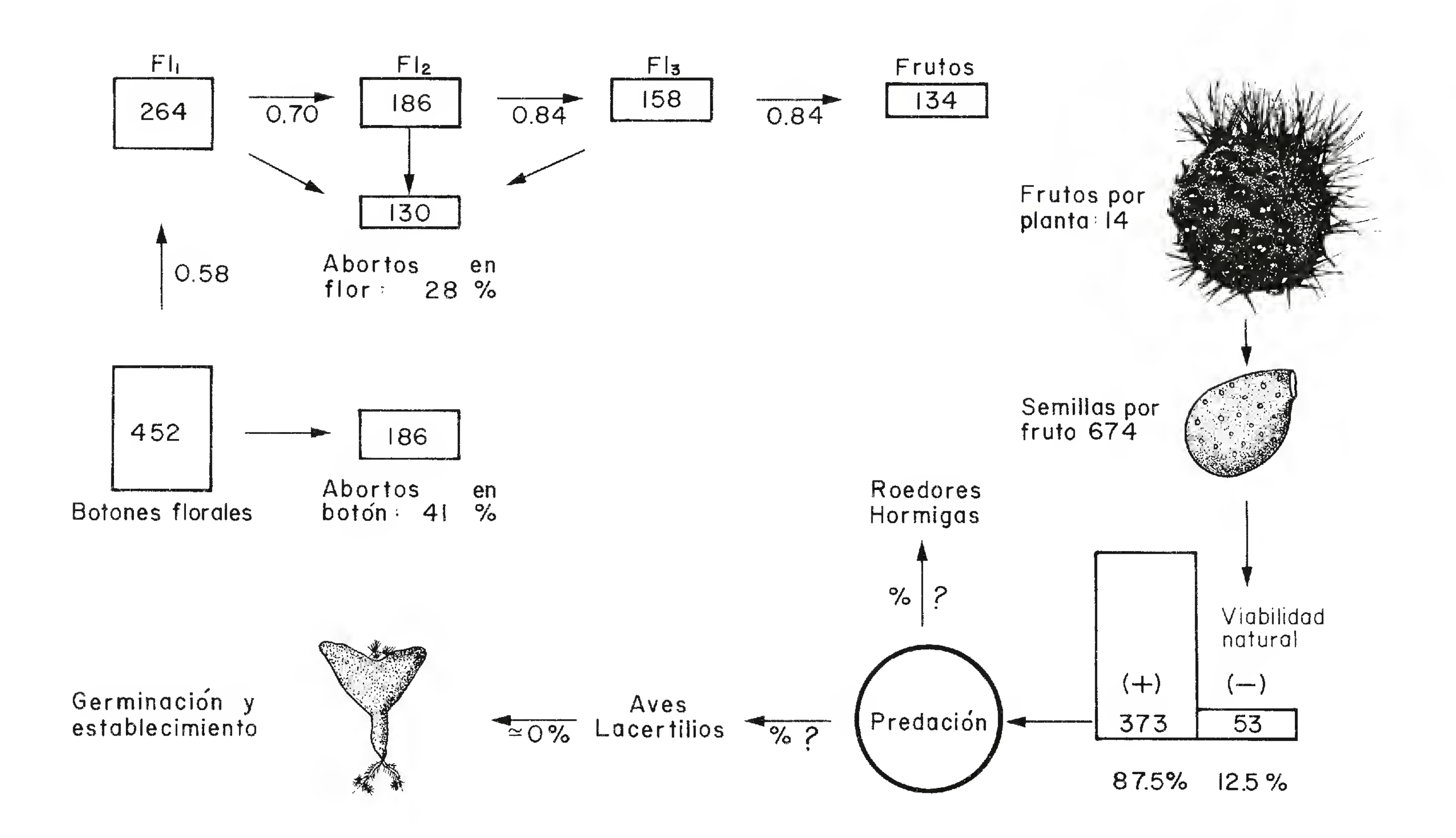


Fig. 4. Modelo de flujo númerico en [*Stenocereus gummosus* (Engelm.) Gibson & Horak], a partir del número de botones florales hasta su desarrollo a frutos. Los números intercalados entre los rectángulos indican las proporciones de sobrevivencia entre un estadío y otro. Se ilustra también las vías alternativas que siguen las semillas hasta su implantación, partiendo del promedio de éstas por fruto.

El costo energético invertido por cada planta para generar flores es muy alto. Por ejemplo, para el saguaro Steenberg y Lowe (1977) estimaron que plantas con remoción repetida de flores crecieron 1/3 más que aquellas que se les permitió florecer y fructificar normalmente. De este modo, la relativamente alta producción de botones, flores y frutos en *S. gummosus* parece no tener ventajas adaptativas para la especie; sin embargo, esta inversión energética puede compensarse con el "ahorro" de la especie al propagarse vegetativamente, ya que de este modo se generan directamente individuos con elevada capacidad de sobrevivencia y de relativa pronta maduración reproductiva (Van der Pijl, 1972).

Agave deserti es una especie de la parte norte del Desierto Sonorense, la cual exhibe, al igual que la pitaya agria, la característica de propagarse principalmente por la vía vegetativa, no obstante su notable producción de semillas. Nobel (1977) estimó que sólo una semilla de entre las centenares de miles producidas anualmente logra generar un individuo reproductivo. Parker (1988) encontró una clara tendencia en poblaciones de *Lophocereus schottii* en el desierto de Arizona para propagarse también por la vía

asexual, a pesar de su producción de semillas. De este modo, un sólo individuo generado anualmente de entre centenares de miles posibles, justifica la elevada inversión energética realizada por las especies vegetales con esta misma estrategia reproductiva.

Van Devender (1978) menciona que algunas especies típicas del Desierto Sonorense parecen mantenerse en su actual área de distribución gracias a su capacidad de propagación asexual, ya que el agreste ambiente ha limitado la germinación y el desarrollo de plántulas; una de las causas de su arribo (y dispersión, en las superficies ahora ocupadas por las comunidades xerófilas) puede atribuirse a la dispersión por semilla, proceso que predominó en esas especies hasta hace unos pocos miles de años, durante períodos climáticos menos drásticos que los actuales.

Como se mencionó anteriormente, no hay informante que de manera fiel pueda garantizar haber observado plántulas de esta especie desarrollándose en el campo. La certeza es que la especie se propaga asexualmente casi de manera exclusiva, con todas las ventajas que este medio de reproducción confiere a los vegetales que habitan en medios xerófilos, a costa de una disminución en la recombinación genética (ver Van der Pijl, 1972).

La estrategia reproductiva aquí expuesta requiere ser investigada con mayor profundidad para comprender su sentido evolutivo. Puede plantearse que la ausencia en el campo de individuos de pitaya agria generados a partir de semilla puede asociarse a la falta de producción de flores fértiles, y a la insuficiencia de agentes polinizadores; pero principalmente al consumo generalizado de semillas, a la sensibilidad de las plántulas, a la sequedad del medio, y al consumo de éstas últimas por herbívoros. Estos tópicos deberán abordarse en etapas posteriores.

La pitaya agria tiene una distribución geográfica amplia (ver Hastings et al., 1972), dentro de la cual es notable la asincronía en su fenología, atribuible en parte a la respuesta de las poblaciones a las particulares condiciones ambientales en cada localidad. Tomando en cuenta esto, sería aventurado considerar absolutos los resultados aquí obtenidos.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen la revisión del texto, y las valiosas sugerencias aportadas, que contribuyeron sustancialmente a mejorar los manuscritos de este trabajo, tanto por el Comité Editorial como por los Drs. Alfredo Ortega Rubio (Centro de Investigaciones Biológicas de Baja California Sur) y Exequiel Ezcurra (Centro de Ecología, UNAM).

LITERATURA CITADA

Bravo, H. 1978. Las Cactáceas de México. Vol. 1. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 743 pp.

Brum, G. D. 1973. Ecology of the saguaro *(Carnegiea gigantea)*: phenology and establisment in marginal populations. Madroño 22: 195-204.

Felger, R. S. y M. B. Moser. 1985. People of the desert and sea; ethnobotany of the Seri indians. University of Arizona Press. Tucson. 435 pp.

García. E. 1973. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Koeppen. Instituto de Geografía. Universidad Nacional Autónoma de México. 2a. edición. México, D. F. 246 pp.

Hammond, E. H. 1954. A geomorphic study of the Cape region of Baja California. University of California Publications in Geography 10(2): 45-112.

Hastings, J. M., R. M. Turner y D. K. Warren. 1972. An atlas of some plant distribution in the Sonoran Desert. University of Arizona. Institute of Atmospheric Physics. Technical Reports on the Meteorology and Climatology of Arid Regions. No. 21. Tucson. 255 pp.
Humphrey, R. R. 1975. Phenology of selected Sonoran Desert plants at Punta Cirio, Sonora, Mexico. J. Arizona Acad. Sci. 10: 50-57.
Jordan, P. W. y P. S. Nobel. 1981. Seedling establishment of *Ferocactus acanthodes* in relation to drought. Ecology 62: 901-906.
Jordan, P. W. y P. S. Nobel. 1982. Height distributions of two species of cacti in relation to rainfall, seedling establisment, and growth. Bot. Gaz. 143: 511-517.
Nobel, P. S. 1977. Water relations of flowering of *Agave deserti*. Bot. Gaz. 138: 1-6.
Nobel, P. S. 1980. Interception of photosynthetically active radiation by cacti of different morphology. Oecologia 45: 160-166.
Parker, K. C. 1987. Seedcrop characteristics and minimum reproductive size of organ pipe cactus *(Stenocereus thurberi)* in southern Arizona. Madroño 34(4): 294-303.
Parker, K. C. 1988. Height structure and reproductive characteristics of senita *Lophocereus schottii* (Cactaceae), in southern Arizona. Southw. Naturalist 34(3): 392-401.
Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Editorial Limusa. México. 432 pp.
Schmidt, J. O. y S. L. Buchman. 1986. Floral biology of the saguaro *(Cereus giganteus)*, I. Pollen harvest by *Apis mellifera*. Oecologia 69: 491-498.
Secretaria de Programación y Presupuesto. 1980. Carta climática La Paz (1:1'000,000). Dirección General de Geografía del Territorio Nacional. México, D. F.
Secretaria de Programación y Presupuesto. 1981. Carta de tipos de suelo La Paz (1:1'000,000). Dirección General de Geografía del Territorio Nacional. México, D. F.
Shreve, F. 1937. The vegetation of the Cape region of Baja California. Madroño 4: 105-113.
Shreve, F. e I. L. Wiggins. 1964. Vegetation and flora of the Sonoran Desert. Vols. I y II. Stanford University Press. Stanford. 1740 pp.
Steenberg, W. F. y C. H. Lowe. 1977. Ecology of the saguaro: II. Reproduction, germination, establishment, growth, and survival of the young plant. National Park Service. Scientific Monograph Series No. 8. United States Government Printing Office. Washington D. C. pp. 49-92.
Turner, R. M., S. M. Alcorn, G. Olin, y J. A. Booth. 1966. The influence of shade, soil, and water on saguaro seedling establishment. Bot. Gaz. 127: 95-102.
Van der Pijl, L. 1972. Principles of dispersal in higher plants. Springer Verlag. 2nd. edition. Berlin. 162 pp.
Van Devender, T. R. 1987. Holocene vegetation and climate in the Puerto Blanco mountains, southwestern Arizona. Quaternary Res., 27: 51-72.
Wiggins, I. L. 1960. The origins and relationships of the land flora. In: The biogeography of Baja California and adjacent seas. Part III. Terrestrial and fresh water biotas. Syst. Zool. 9: 148-165.
Wiggins, I. L. 1980. Flora of Baja California. Stanford University Press. Stanford. 1025 pp.

INSTITUTO DE ECOLOGÍA, A. C.

Director General
Dr. Gonzalo Halffter S.

Dirección de Ecología General y Conservación del Germoplasma
M. en C. Pedro Reyes-Castillo

Dirección de Ecología y Biosistemática de Animales
Dr. Miguel Angel Morón Ríos

Dirección de Vegetación y Flora
Dr. Sergio Guevara Sada

Sede principal:
Apartado Postal 63
91000 Xalapa, Veracruz
México

Sede Durango:
Apartado Postal 632
34000 Durango, Durango

Sede Pátzcuaro:
Apdo. Postal 386
61600 Pátzcuaro, Michoacán

Esta revista aparece gracias
al apoyo económico otorgado por
el Consejo Nacional de Ciencia
y Tecnología, México.

Toda correspondencia referente a
suscripción, adquisición de
números o canje, debe dirigirse a:

ACTA BOTANICA MEXICANA

Instituto de Ecología
Centro Regional del Bajío
Apartado Postal 386
61600 Pátzcuaro, Michoacán
México

Suscripción anual:

México $ 15,000.00
Extranjero $ 15.00 U.S.D.